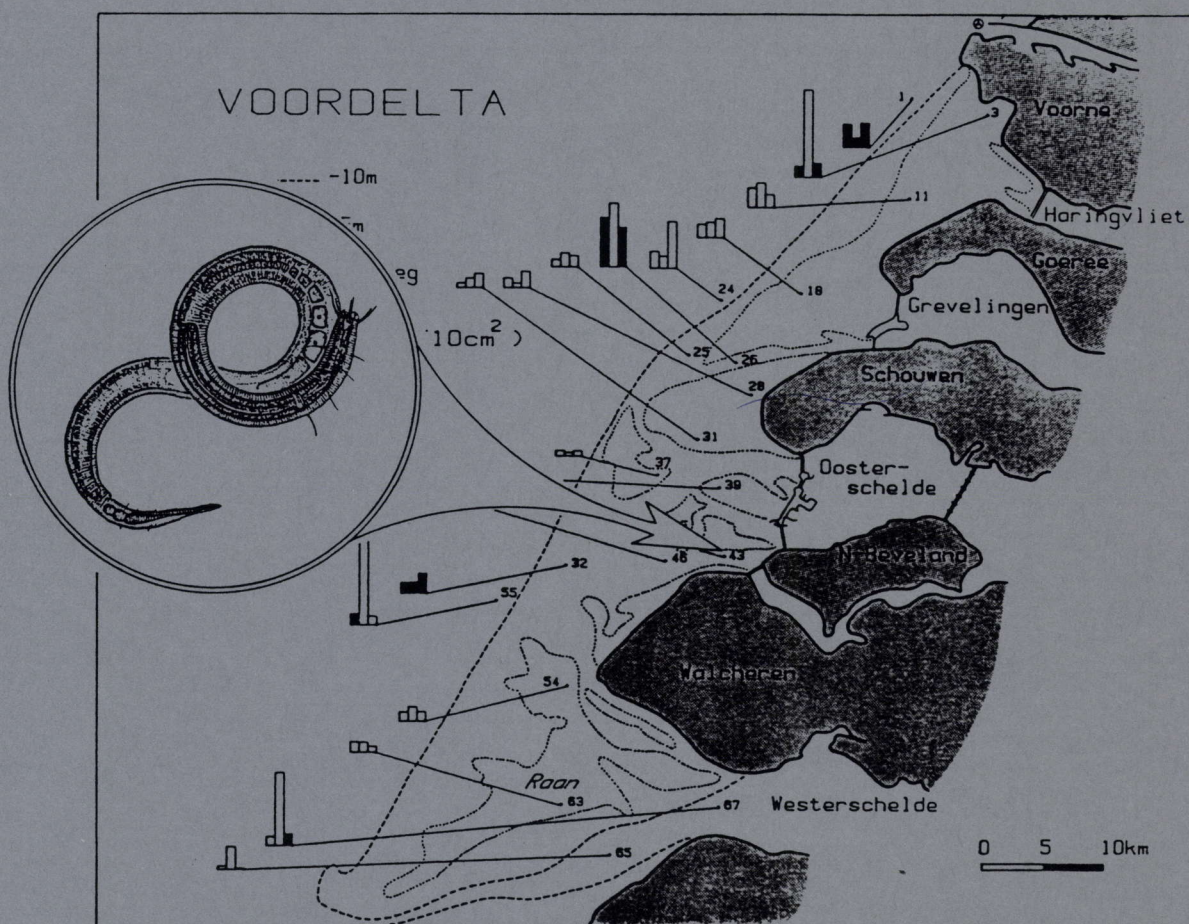


# ECOLOGIE VAN DE VRIJLEVENDE MARIENE NEMATODEN VAN DE VOORDELTA ( ZUIDELIJKE BOCHT VAN DE NOORDZEE )



PROMOTOR :  
**PROF. DR. A. COOMANS**  
MENTOR :  
**DR. M. VINCX**

PROEFSCHRIFT VOORGELEGD  
TOT HET VERKRIJGEN VAN  
DE GRAAD VAN DOCTOR IN DE  
WETENSCHAPPEN  
(GROEP DIERKUNDE)

**ANN VANREUSEL**



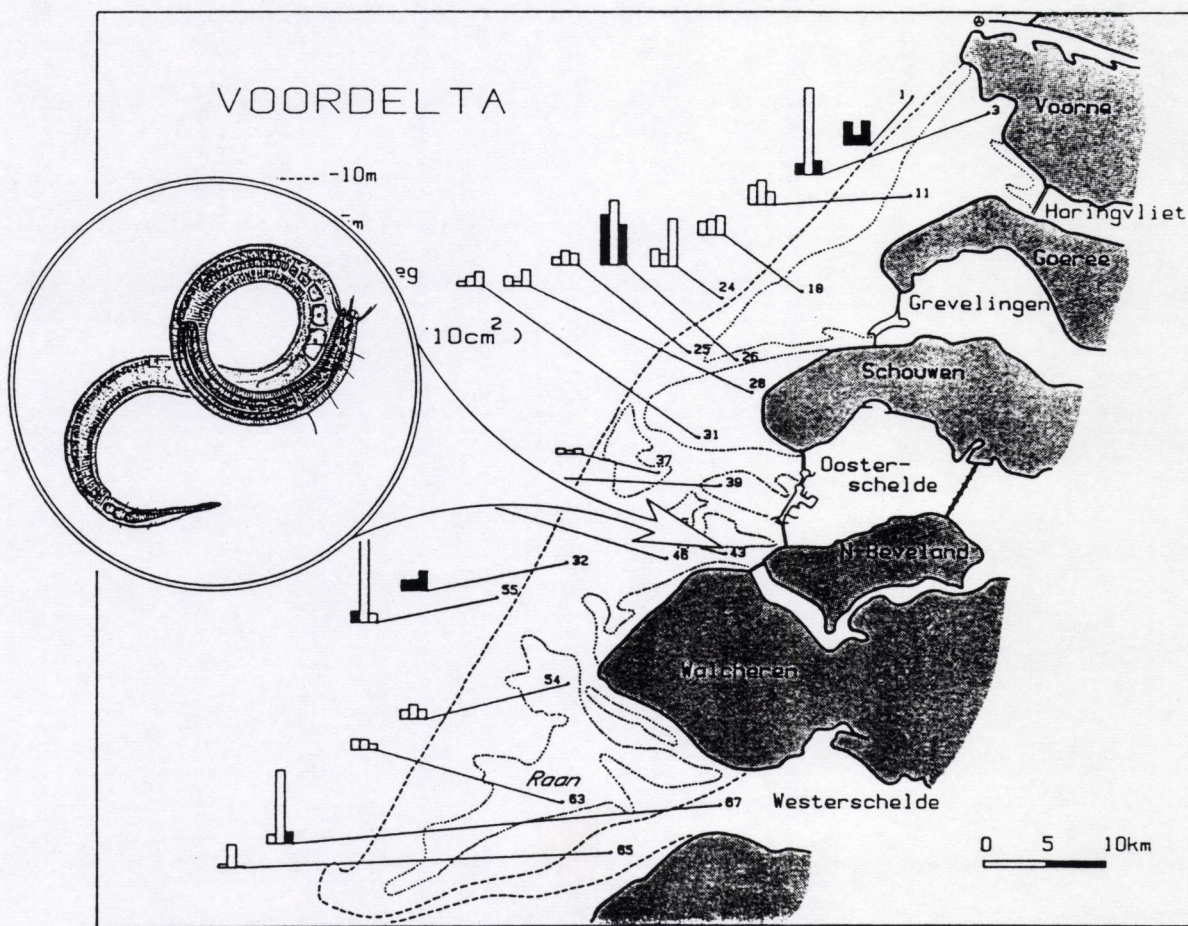
#### ERRATA

De data van het chlorofiel a-gehalte zijn steeds met een factor 10 te groot (dus uitgedrukt in  $\mu\text{g}/10\text{ l}$  in plaats van  $\mu\text{g}/\text{l}$ )

Niets uit deze verhandeling mag overgenomen worden zonder uitdrukkelijke toestemming van de auteur



# ECOLOGIE VAN DE VRIJLEVENDE MARIENE NEMATODEN VAN DE VOORDELTA ( ZUIDELIJKE BOCHT VAN DE NOORDZEE )



PROMOTOR :  
**PROF. DR. A. COOMANS**  
MENTOR :  
**DR. M. VINCX**

PROEFSCHRIFT VOORGELEGD  
TOT HET VERKRIJGEN VAN  
DE GRAAD VAN DOCTOR IN DE  
WETENSCHAPPEN  
(GROEP DIERKUNDE)

**ANN VANREUSEL**



## DANKWOORD

Trouw aan de traditie zou ik willen beginnen met iedereen te bedanken die op een of andere manier hun steen tot deze verhandeling hebben bijgedragen.

Prof.Dr.A. Coomans bood mij als promotor en diensthoofd de kans dit onderzoek te starten en te voltooien. Zijn opmerkingen en raadgevingen in verband met dit manuscript werden zeer geapprecieerd.

Dr.M.Vincx heeft mij vanaf mijn eerste stappen op het labo wegwijs gemaakt in het nematodenwereldje. Ze zorgde steeds met een grote dosis interesse en enthousiasme voor de nodige stimulans. Haar begeleiding en hulp beschouw ik als een grote bijdrage tot deze verhandeling.

Dr.C.Heip zorgde er voor dat dit onderzoek op de Voordelta kon uitgevoerd worden. Verder dank ik hem samen met Dr.P.Herman voor het schrijven van verscheidene programma's en de hulp bij de statistische verwerking van mijn data. Daarnaast was ook Dr.P.Aerts (of gewoon Peter) verantwoordelijk voor een groot deel van de programmatie waarvoor ik hem ten zeerste dankbaar ben.

Een andere, zeer belangrijke, steen werd geleverd door Guy De Smet. Hij zorgde voor de bemonstering en de uitermate zorgvuldige verwerking van de stalen (sedimentanalysen, biomassabepalingen, triage, het maken van preparaten,...). Tijdens de staalname- en verwerkingsfase dient ook de bijdrage van Marianne Habets, Wies Gijselinck, Dirk Van Gansbeke en Alex Braeckman vermeld te worden.

De staalname op de Voordelta was mogelijk dank zij de financiële en logistieke steun van Rijkswaterstaat (DGW Middelburg). Hierbij wil ik ook A.Smaal, P.Seip, J.Van der Meer en J.Buys bedanken voor de samenwerking en het ter beschikking stellen van informatie betreffende de abiota van de Voordelta.

Dit onderzoek werd financieel gedeeltelijk ondersteund door het Instituut voor Wetenschappelijk Onderzoek in Nijverheid en Landbouw (I.W.O.N.L.).



De mensen van de mariene - , en ander gangen van het derde maakten de werkzaamheden meestal zeer aangenaam. Er was er altijd wel iemand die enige licht in de soms duistere wereld van de ecologie, de statistiek e.a. kon brengen (in dit verband moet ik trouwens ook Konjev bedanken).

Verder wil ik de mensen bedanken van het laatste uur, die als de nood het hoogste was, voor de redding zorgde : Dina, Magda, Guy, Luc en Peter.

Ik wil ook nog van de gelegenheid gebruik maken om mijn ouders te bedanken die mede door hun interesse en steun deze verhandeling mogelijk maakten.

Tenslotte is er nog Peter die ik benoem tot de 'Mon(t) Michel' van dit verhaal.

Ann



## INHOUDSTAFEL

### DEEL I : Inleiding en Doelstellingen - Materiaal en Methoden

1. INLEIDING en DOELSTELLINGEN	
1.1. Vrijlevende mariene nematoden.....	1
1.2. Studie van de Noordzee.....	3
1.3. Beschrijving van de Voordelta.....	5
1.4. Verantwoording en doelstelling.....	9
2. MATERIAAL en METHODEN	
2.1. Stations en campagnes.....	13
2.2. Staalname.....	15
2.3. Extractieprocedure.....	16
2.4. Tellingen en determinaties.....	16
2.5. Biomassabepaling	
2.5.1. Wegingen.....	17
2.5.2. Metingen.....	17
2.6. Granulometrische analyse	
2.6.1. Methode.....	18
2.6.2. Beschrijving.....	18
2.7. Diepte.....	20
2.8. Hydrodynamiek	
2.8.1. Orbitaalsnelheid.....	20
2.8.2. Stroomsnelheid.....	21
2.9. Waterkwaliteit.....	21
2.10. Statistische verwerking	
2.10.1. Vergelijking van stalen	
2.10.1.1. Niet-parametrische test.....	21
2.10.1.2. Multipelle vergelijking.....	22
2.10.1.3. Parametrische test.....	23
2.10.2. Correlatieberekening	
2.10.2.1. Correlaties tussen twee variabelen.....	23
2.10.2.2. Vergelijking van de relatieve abundanties in twee onafhankelijke stalen.....	24
2.10.3. Diversiteit	
2.10.3.1. Diversiteitsindices.....	25
2.10.3.2. Soorten-abundantie-distributie.....	28
2.10.4. Similariteitsanalyse van soorten.....	28
2.10.5. Ordinatie en classificatie van stalen	
2.10.5.1. Clusteranalyse.....	28
2.10.5.2. Twinspan.....	30
2.10.5.3. Ordinatie.....	31
2.10.6. Discriminantanalyse.....	32
2.11. Software.....	34

### DEEL II : Beschrijving van de abiotische Omgeving

3. ABIOTISCHE OMGEVINGSFACTOREN	
3.1. Topografie.....	35
3.2. Hydrodynamiek.....	35
3.3. Sediment.....	38
3.4. Stabiliteit van het sediment.....	42
3.5. Waterkwaliteit	
3.5.1. Zwevend stofgehalte.....	46
3.5.2. Chlorofyl a.....	47
3.5.3. Saliniteit en rivierfracties.....	49



## Deel III : Beschrijving van de Nematodengemeenschappen

### 4. DENSITEITEN

#### 4.1. Resultaten

- 4.1.1. De gemiddelde densiteit per station..... 51
- 4.1.2. Temporele variabiliteit..... 53
- 4.1.3. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren.... 55

#### 4.2. Discussie

- 4.2.1. Temporele variabiliteit..... 56
- 4.2.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren
  - 4.2.2.1. Sedimentsamenstelling..... 59
  - 4.2.2.2. Saliniteit..... 60
  - 4.2.2.3. Organische koolstofgehalte..... 61
  - 4.2.2.4. Hydrodynamiek..... 65
- 4.2.3. Correlatie met de macrofauna..... 65

#### 4.3. Samenvatting en besluiten..... 67

### 5. DIVERSITEIT

#### 5.1. Inleiding..... 69

#### 5.2. Resultaten

##### 5.2.1. Soortendiversiteit

- 5.2.1.1. Diversiteit en evenness per station..... 69
- 5.2.1.2. K-dominantiecurven..... 74
- 5.2.1.3. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren 78

##### 5.2.2. Familiediversiteit

- 5.2.2.1. Correlaties met de soortendiversiteit..... 83
- 5.2.2.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren 83

#### 5.3. Discussie

- 5.3.1. Relatie tussen de gemeenschapsparameters..... 83
- 5.3.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren
  - 5.3.2.1. Sedimentsamenstelling..... 87
  - 5.3.2.2. Stabiliteit van de omgeving..... 88
  - 5.3.2.3. Saliniteit..... 92

#### 5.4. Samenvatting en besluiten..... 92

### 6. SOORTENSAMENSTELLING

#### 6.1. Inleiding..... 95

#### 6.2. Systematische lijst..... 95

### 7. SIMILARITEITEN TUSSEN DE STATIONS

#### 7.1. Resultaten

##### 7.1.1. Classificatie

- 7.1.1.1. Clusteranalyse..... 109
- 7.1.1.2.. Two-Way-Indicator-Species-ANalyse
  - 7.1.1.2.1. Inleiding..... 113
  - 7.1.1.2.2. Classificatie van de stations..... 114
  - 7.1.1.2.3. Classificatie van de soorten..... 117

##### 7.1.1.3. Vergelijking van de resultaten van de cluster-analyse en de Twinspan..... 121

##### 7.1.2. Ordinatie - Detrended Correspondence-Analyse..... 125

##### 7.1.3. Vergelijking van de resultaten van de ordinatie en de classificatie..... 127

##### 7.1.4. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

- 7.1.4.1. Niet-parametrische test..... 127
- 7.1.4.2. Correlaties van de DCA-assen met de abiotische omgevingsfactoren..... 135
- 7.1.4.3. DCA aan de hand van de abiotische factoren..... 135



7.1.4.4.	Discriminantanalyse.....	136
7.1.4.5.	Samenvatting.....	140
7.1.5.	Gemeenschapsparameters per twingroep	
7.1.5.1.	Densiteit.....	140
7.1.5.2.	Diversiteit.....	141
7.2.	Discussie	
7.2.1.	Inleiding.....	144
7.2.2.	Variabiliteit binnen de stations	
7.2.2.1.	Ruimtelijke variabiliteit.....	145
7.2.2.2.	Temporele variabiliteit.....	147
7.2.3.	Correlaties van de soortensamenstelling met de abiotische omgeving.....	148
7.2.3.1.	Sedimentsamenstelling.....	149
7.2.3.1.1.	Slib en slibrijk zand.....	149
7.2.3.1.2.	Zand.....	152
7.2.3.2.	Saliniteit.....	155
7.2.3.3.	Voedselaanbod.....	155
7.2.3.4.	Fysische verstoring en stabiliteit van het milieu.....	158
7.3.	Samenvatting .....	162
8.	TROFISCHE STRUCTUUR	
8.1.	Voedingsstrategieen	
8.1.1.	Inleiding.....	165
8.1.2.	Resultaten	
8.1.2.1.	Trofische structuur naar Wieser (1953)	
8.1.2.1.1.	Relatieve abundanties en trofische diversiteit.....	171
8.1.2.1.2.	Correlaties met de abiotische omgevings- factoren.....	175
8.1.2.1.3.	Similariteiten tussen stations.....	175
8.1.2.2.	Trofische structuur naar Jensen (1987a).....	181
8.1.3.	Discussie	
8.1.3.1.	Evaluatie van de trofische structuur volgens Wieser (1953) en volgens Jensen (1987a).....	183
8.1.3.2.	Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren	189
8.1.3.3.	Temporele variabiliteit.....	190
8.2.	Competitie voor voedsel.....	191
9.	BIOMASSA	
9.1.	Resultaten	
9.1.1.	Individuele biomassa	
9.1.1.1.	Gemiddelde waarden per station en temporele variabiliteit.....	193
9.1.1.2.	Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren	196
9.1.1.3.	Correlaties met andere gemeenschapsparameters..	197
9.1.2.	Biomassaspectra.....	199
9.1.3.	Totale biomassa	
9.1.3.1.	Gemiddelde waarden per station.....	202
9.1.3.2.	Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren	203
9.1.3.3.	Correlaties met andere gemeenschapsparameters..	204
9.2.	Discussie	
9.2.1.	Individuele biomassa	
9.2.1.1.	Temporele variabiliteit en relatie met de soortensamenstelling.....	205
9.2.1.2.	Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren	206
9.2.2.	Biomassaspectra.....	209



9.2.3. Totale biomassa per oppervlakte-eenheid.....	212
10. PRODUCTIE	
10.1. Inleiding.....	215
10.2. Resultaten.....	217
10.3. Discussie.....	218

#### Deel IV. Pollutie

11. POLLUTIE	
11.1. Inleiding	
11.1.1. Vervuiling van de Noordzee.....	223
11.1.2. Nematoden en pollutie-monitoring.....	227
11.2. De nematode/copepode ratio	
11.2.1. Inleiding en resultaten.....	223
11.2.2. Discussie.....	236
11.2.3. Evaluatie.....	242
11.3. Diversiteit	
11.3.1. Inleiding.....	242
11.3.2. Diversiteits- en evennessindices	
11.3.2.1. De diversiteitsindex N1	
11.3.2.1.1. Resultaten.....	243
11.3.2.1.2. Discussie.....	245
11.3.2.1.3. Evaluatie.....	248
11.3.2.2. De dominantie-index	
11.3.2.2.1. Resultaten.....	249
11.3.2.2.2. Discussie.....	249
11.3.2.3. De trofische diversiteit	
11.3.2.3.1. Resultaten.....	252
11.3.2.3.2. Discussie.....	254
11.3.2.3.3. Evaluatie.....	257
11.3.3. Soorten-abundantie-distributies	
11.3.3.1. De lognormale methode.....	257
11.3.3.2. K-dominantie-curven	
11.3.3.2.1. Resultaten.....	260
11.3.3.2.2. Discussie.....	262
11.3.3.2.3. Evaluatie.....	263
11.4. Neutraal model.....	264

#### Deel V. Habitatspreferentie van de dominante soorten

12. HABITATSPREFERENTIE VAN DE DOMINANTE SOORTEN	
12.1. Inleiding.....	267
12.2. Resultaten	
12.2.1. Habitatspreferenties	
Ascolaimus elongatus.....	275
Axonolaimus helgolandicus.....	277
Bathylaimus capacosus.....	279
Calomicrolaimus parahonestus.....	281
Camacolaimus tardus.....	283
Chromadorella salicaniensis.....	285
Daptonema fistulatum.....	286
D. gelana.....	288
D. kornoeense.....	289
D. proprium.....	291
D. riemanni.....	292



<i>D. stylosum</i> .....	293
<i>D. tenuispiculum</i> .....	296
<i>D. xyaliforme</i> .....	298
<i>Dasynemoides albaensis</i> .....	299
<i>Dichromadora cucullata</i> .....	301
<i>D. hyalocheile</i> .....	303
<i>Enoploides spiculohamatus</i> .....	305
<i>Enoplolaimus propinquus</i> .....	307
<i>Gonionchus longicaudatus</i> .....	309
<i>Hypodontolaimus setosus</i> .....	311
<i>Leptonemella aphanothecae</i> .....	313
<i>Mesacanthion diplochma</i> .....	315
<i>Metadesmolaimus aduncus</i> .....	317
<i>Metoncholaimus scanicus</i> .....	318
<i>Microlaimus acinaces</i> .....	320
<i>M. conothelis</i> .....	322
<i>M. marinus</i> .....	323
<i>M. ostracion</i> .....	325
<i>Neochromadora munita</i> .....	327
<i>Odontophora rectangula</i> .....	329
<i>Onyx perfectus</i> .....	330
<i>Paracanthonchus thaumasius</i> .....	332
<i>Paracyatholaimus pentodon</i> .....	334
<i>Paralongicyatholaimus macramphis</i> .....	335
<i>Prochromadorella attenuata</i> .....	337
<i>P. longicaudata</i> .....	339
<i>Rhynchonema lyngei</i> .....	340
<i>Richtersia inaequalis</i> .....	342
<i>Sabatieria celtica</i> .....	344
<i>S. punctata</i> .....	346
<i>Sigmaphoranema rufum</i> .....	348
<i>Spirinia parasitifera</i> .....	350
<i>Theristus interstitialis</i> .....	352
<i>Trichotheristus mirabilis</i> .....	354
<i>Tubolaimoides tenuicaudatus</i> .....	356
<i>Viscosia franzii</i> .....	357
<i>V. langrunensis</i> .....	359
<i>V. viscosa</i> .....	361
<i>Xyala striata</i> .....	363
12.2.2. Indicatorsoorten.....	364
12.3. Discussie	
12.3.1. Abiotische habitatspreferenties.....	365
12.3.2. Indicatorsoorten.....	369
12.3.3. Evaluatie.....	372

## Deel VI. Conclusies, Perspectieven en Samenvatting

13. CONCLUSIES EN PERSPECTIEVEN.....	393
14. SAMENVATTING.....	399
15. SUMMARY.....	405
16. LITERATUUR.....	411







# DEEL I : Inleiding en Doelstellingen

## Materiaal en Methoden



## 1. INLEIDING EN DOELSTELLINGEN

### 1.1. Vrijlevende mariene nematoden

Vrijlevende nematoden komen voor in alle mogelijke biotopen en zijn verspreid over alle delen van de wereld : van de woestijnen tot het antarctisch ijs, en van abyssale diepten tot de hoogste bergmeren. Enkele soorten zijn zelfs aangepast aan de meest ongewone levensomstandigheden zoals leven in azijn of in bierviltjes (Lee en Atkinson, 1976).

De grootste aantallen vrijlevende nematoden (tot miljoenen per  $m^2$ ) worden gevonden in brakke en mariene bodems. Zowel in littorale, estuariene, sublittorale als in diepzeesedimenten zijn zij vaak het meest abundante taxon van het meiobenthos (> 80 %, zelfs tot 100 % ; McIntyre, 1971, Heip et al., 1985). Het meiobenthos omvat alle in de bodem levende (= benthische) organismen van intermediaire grootte (groter dan het microbenthos (vnl. eencelligen), en kleiner dan het macrobenthos) (Mare, 1942). Methodologisch wordt de meiofauna onderscheiden van de overige benthische organismen als alle individuen die achterblijven op een 40  $\mu m$  zeef maar die niet worden tegengehouden door een 0.5 tot 2 mm zeef (afhankelijk van de auteur). Nematoda maken, samen met onder andere de Harpacticoida, de Gastrotricha, de Kinorhyncha, de Tardigrada, de Foraminifera, de Turbellaria, de Ostracoda en de Archiannelida, deel uit van de permanente meiofauna, terwijl de temporele meiofauna voornamelijk bestaat uit larvale stadia van het macrobenthos (McIntyre, 1964). Voor een gedetailleerd overzicht van de studie van de meiofauna wordt verwezen naar Swedmark (1964), McIntyre (1969), Hulings (1971), Hulings en Gray (1971), Coull (1973), Fenchel (1978) en Higgings en Thiel (1988).

De meeste mariene Nematoda leven in zachte bodems waarbij ze, afhankelijk van hun lichaamsgrootte en de grootte van de ruimte tussen de partikels, een interstitiële of gravende levenswijze hebben. Daarnaast zijn verscheidene soorten aangepast aan een epibenthische of epiphytische levenswijze.

De eerste studies van vrijlevende mariene nematoden beperkten zich tot de taxonomie (o.a. Bastian, 1865; de Man, 1876; Cobb, 1920; voor een overzichtsartikel zie Heip et al., 1982). Uit deze studies bleek al gauw dat de mariene nematoden naast zeer abundant, kosmopolitisch en algemeen verspreid over uiteenlopende habitatstypes, ook zeer soortenrijk zijn. Het aantal nematodensoorten dat aanwezig is op een bepaalde plaats is



meestal één grootte-orde groter dan het aantal soorten van elk ander dominant taxon (Platt en Warwick, 1980). Volgens Gerlach (1980) waren er naast de ongeveer 4000 tot dan toe gekende mariene nematodensoorten nog meer dan 20000 soorten onbeschreven gebleven. Deze enorme diversiteit is echter, samen met hun kleine lichaamsgrootte, verantwoordelijk voor de tijdrovende determinatie van nematodensoorten, waardoor de studie van de ecologie aanvankelijk sterk werd afgeremd. Het is pas rond 1960, en vooral tijdens de jaren '70, dat de structuur van mariene nematodengemeenschappen (o.a. densiteit, diversiteit en soortensamenstelling) werd bestudeerd in relatie tot verschillende omgevingsfactoren. Deze studies leidden tot de vaststelling dat in het sublittoraal de sediment-samenstelling van de bodem de belangrijkste omgevingsgradiënt is waarlangs nematodengemeenschappen zich van elkaar onderscheiden (Wieser, 1959; 1960; McIntyre, 1961; Warwick en Buchanan, 1970; Boucher, 1972; Ward, 1973; Lorenzen, 1974; Heip en Decraemer, 1974; Juario, 1975; Tietjen, 1977; 1980a; Nichols, 1980; Willems et al., 1982a; Heip et al., 1984; Herman et al., 1985). In estuaria is ook de saliniteitsgradiënt een belangrijke structurerende factor (Gerlach, 1953; 1954; Bilio, 1966; Riemann, 1966; Tietjen, 1969; Warwick, 1971; Skoolmun en Gerlach, 1971; Brenning, 1973; Elmgren, 1978; Van Damme et al., 1980; Bouwman, 1983; Schiemer et al., 1983). In de intergetijdenzone zijn de dynamiek, de inundatieduur en de daaraan gecorreleerde amplitude van de omgevingsfluctuaties de belangrijkste abiotische factoren voor de structuur van de aanwezige nematodengemeenschappen (Ott, 1972; McIntyre en Murison, 1973; Hulings en Gray, 1976; Platt, 1977; Blome, 1983; Fricke en Flemming, 1983). Recent worden ook de nematodengemeenschappen van de diepzee grondig bestudeerd (o.a. Thiel 1975, 1983; Soetaert, 1988).

Ongeveer gelijktijdig met de toename van het aantal ecologische studies, groeit ook de interesse voor de functionele rol van nematoden in het marien ecosysteem, en voor de energieflex door hun gemeenschappen. Naast hoge abundanties vertonen nematoden immers ook hoge biomassawaarden en wordt hun jaarlijkse productie in verhouding nog hoger geschat. De energetische aspecten van de nematodengemeenschappen zijn vooral experimenteel bestudeerd, en indien mogelijk geëxtrapoleerd naar situaties in het veld. Belangrijke studies betreffende de functionele en energetische betekenis van nematoden in het marien ecosysteem werden onder andere uitgevoerd door Gerlach (1971, 1978), Warwick en Price, (1979), Tietjen (1980b), Findlay en Tenore (1982), Vranken et al. (1986), Vranken en Heip (1986a) en Schiemer (1987).



Als gevolg van het steeds groter wordende milieuprobleem is het laatste decennium een belangrijke verschuiving opgetreden in het marien ecologisch onderzoek van het benthos. Zo is men zich meer gaan toespitsen op het effect van verstoring door de mens op onder andere de structuur van nematodengemeenschappen. Volgens verscheidene auteurs zijn nematoden potentiële indicatoren van vervuiling (Ferris en Ferris, 1979; Heip, 1980; Platt en Warwick, 1980; Platt, 1984). Opvallend hierbij is de algemene trend om de structuur van nematodengemeenschappen zo efficiënt en bondig mogelijk te beschrijven, zonder dat hiervoor de kennis van de soortensamenstelling nodig is (zie overzichtsartikel Heip et al., 1985). Recent heeft dit geleid tot de toepassing van een aantal algemene modellen die het effect van extrinsieke verstoring van het milieu (waaronder vervuiling) in een biologische gemeenschap trachten te evalueren, al of niet rekening houdend met mogelijke andere structurerende factoren (vb. competitie). In deze context dient het werk van Gray en Mirza (1979), Shaw et al. (1983), Lamshead et al. (1983), Platt et al. (1984), Platt en Lamshead (1985) en Lamshead en Platt (1988) vermeld te worden.

#### 1.2. Studie van de Noordzee

De systematische studie van de nematodenfauna van de Noordzee werd reeds vorige eeuw gestart door Bastian (1865). Heip et al. (1983) geven een overzicht van de belangrijkste taxonomische studies voor de Engelse, Noorse, Duitse en Franse kust. De soorten van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee zijn goed gekend dankzij het werk van de Man (1876 tot 1928), Schuurmans-Stekhoven (1929 tot 1954), Bresslau en Schuurmans-Stekhoven (1940), Jensen (1976), en Vincx (1981; 1983; 1986a; 1986b) en Vincx et al. (1982). In 1980 zijn voor de ganse Noordzee reeds 735 soorten beschreven (Gerlach, 1980; voor een soortenlijst zie Heip et al., 1983).

Heip et al. (1983) en Heip et al. (in druk) geven een overzicht van de belangrijkste ecologische studies over de Noordzee. Hierin wordt telkens het hiaat in de informatie over het centrale en noordelijke deel benadrukt. De best gekende gebieden, wat de nematodengemeenschappen betreft, zijn de Zuidelijke en de Duitse Bocht, de Fladen ground en de Engelse oostkust.



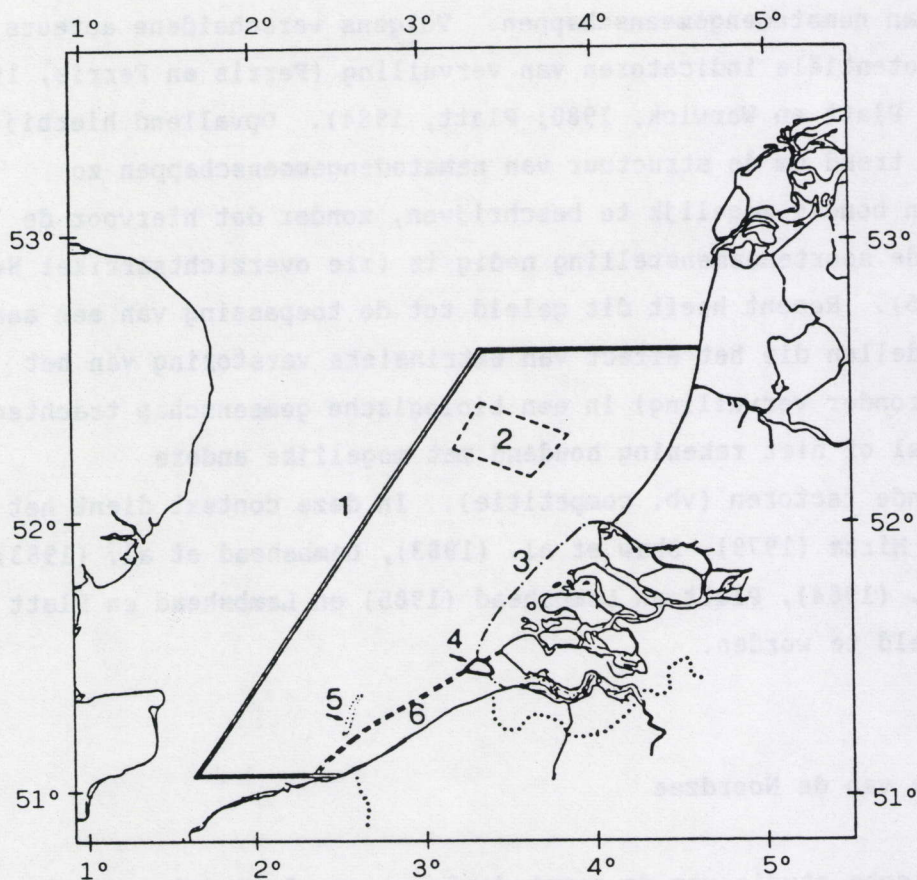


Fig.1.1.: Bestudeerde gebieden (wat de vrijlevende nematodenfauna betreft) in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee (naar Heip et al., in druk).

- 1 : Zuidelijke Bocht : Govaere et al., 1980; Vincx, 1986a
- 2 :  $TiO_2$  - dumpingsgebied : Huys et al., 1984; Smol et al., 1986
- 3 : deze studie
- 4 : Vlakte van de Raan : Van Holsbeke et al., 1986
- 5 : Kwintebank : Willems et al., 1982a
- 6 : Belgische kustzone : Vincx, 1986a; Vincx en Heip, 1986

Fig.1.1. (naar Heip et al., in druk) toont de bestudeerde gebieden in de Zuidelijke Bocht. De Zuidnederlandse kust of de Voordelta (3) vormt de belangrijkste lacune in dit overigens intensief bestudeerde gebied.



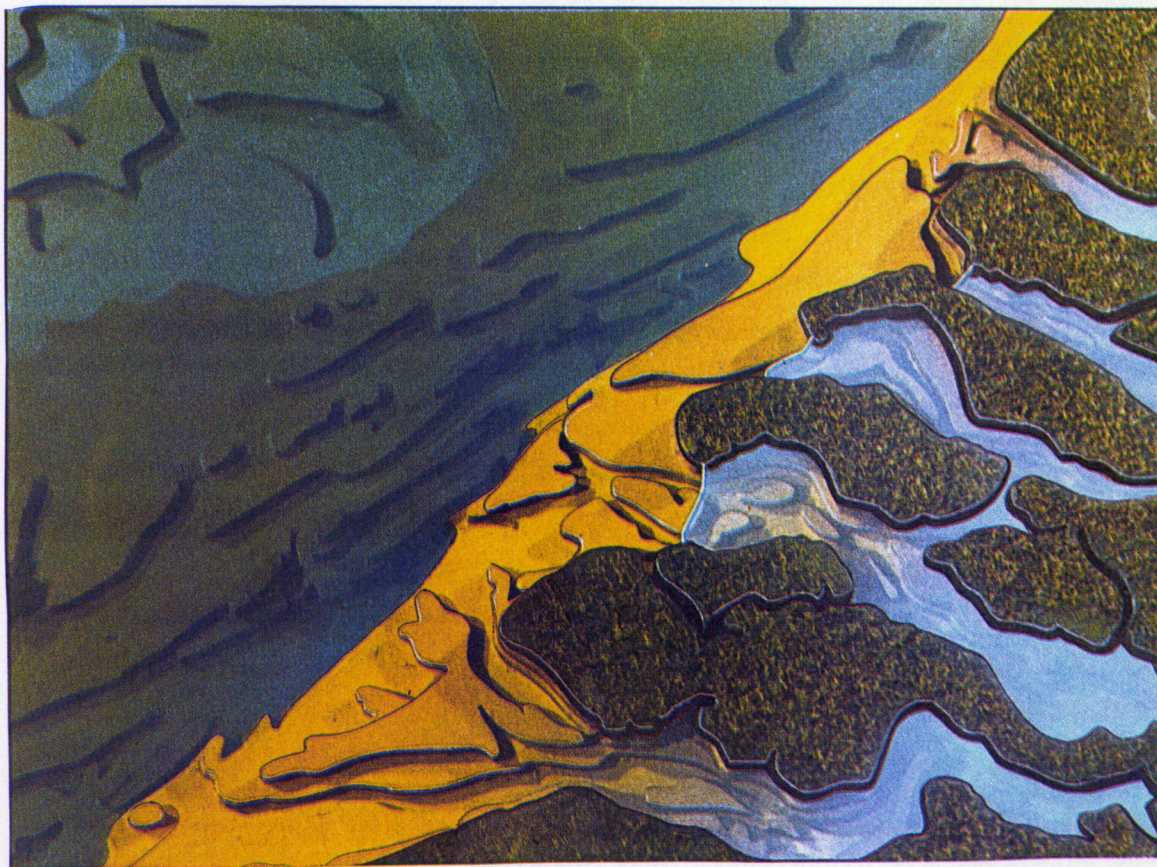


Fig.1.2.: Het Voordeltagebied (uit Seip en Brand, 1987).

### 1.3. Beschrijving van de Voordelta

De Voordelta is het sublittoraal gedeelte van het Zuidnederlands kustgebied dat zich uitstrekt van de Belgische grens in het zuiden tot de Hoek van Holland in het noorden, en dat arbitrair begrensd wordt door de 10 meter diepte lijn (Fig.1.2.). In deze kuststrook monden verschillende zeegaten en estuaria uit (behorende tot het Rijn-Maas-Schelde fluviaal systeem), wat heeft geleid tot het ontstaan van een zeer karakteristieke topografie en hydraulisch regime in dit gebied. De bodem van de Voordelta bestaat uit opeenvolgende buiten- of onderwaterdelta's, gevormd onder invloed van getijdenstromingen. Deze veroorzaken ook loodrecht op de kust gerichte in- en uitgaande waterstromingen voor de Ooster- en de Westerschelde. Door golven en sterke getijdenstromingen worden langs de eb- en vloedkanalen grote hoeveelheden zand getransporteerd, wat resulteert in een complexe circulatie van de sedimenten (Van den Bergh,



1984). Het resultaat van dit sedimenttransport is de ontwikkeling van banken, platen en geulen, die meestal onstabiel zijn en voortdurend van vorm en ligging veranderen (Fig.1.2.). Naast natuurlijke veranderingen zijn ook menselijke ingrepen verantwoordelijk voor de dynamiek in dit gebied.

De oorsprong van dit estuarien gebied situeert zich tijdens de Duinkerkiaanse transgressies, die plaatsvonden tijdens het Holoceen vanaf 2500 jaar geleden. Tijdens de middeleeuwen neemt het getijdenvolume van de Oosterschelde sterk toe tengevolge van verscheidene overstromingen. In de 20e eeuw wordt een verdere stijging van het getijdenvolume waargenomen door toedoen van de mens (o.a. door dreggen en kanaliseren). De buitendelta bestaat op dat moment uit een systeem van snel veranderende kanalen, als gevolg van het transport van grote hoeveelheden zand. Het effect van de toenemende getijdenvolumina uitte zich in een geleidelijk verdiepen van de ebkanalen in het voorste deel van de getijdendelta's en een zeewaartse uitbreiding van de onderwaterdelta. Het geërodeerde sediment werd gedeeltelijk noordwaarts getransporteerd en afgezet in de getijdensystemen van de Grevelingen en het Haringvliet (Terwindt, 1973).

In 1958 werd door het Nederlandse parlement het Deltaplan goedgekeurd, dat voorzag om Zeeland, Brabant en Holland te vrijwaren van water-overlast. Dit plan was het rechtstreeks gevolg van de overstromingsramp van 1 februari 1953 waardoor grote delen van zuidwest Nederland onder water kwamen te staan en bijna 2000 mensen verdronken (Fig.1.3.).

Oorspronkelijk was de volledige afsluiting van de zeegaten gepland, met uitzondering van de Nieuwe Waterweg en de Westerschelde die beide tot een belangrijke haven leiden (Rotterdam en Antwerpen). In 1976 besloot de Nederlandse regering, onder druk van milieugroepen en plaatselijke aquacultuurbedrijven, om de Oosterschelde af te sluiten met een stormvloedkering in plaats van met een dam, zodat dit ecosysteem niet volledig werd verstoord en het overstromingsgevaar toch werd gereduceerd (Elgershuizen, 1981).

In zijn geheel heeft het Deltaproject belangrijke veranderingen in het getijdenstromingspatroon en in het sedimenttransport in de Voordelta veroorzaakt. Zo blijken de onderwaterdelta's die bij het Haringvliet en het Grevelingenbekken behoren reeds ingrijpende veranderingen te hebben ondergaan als gevolg van hun afsluitingen in 1970 en 1971, waardoor de stroming van het water meer evenwijdig aan de kust verloopt vergeleken met de vroegere situatie. Dit wordt ondermeer zichtbaar door de aangroei



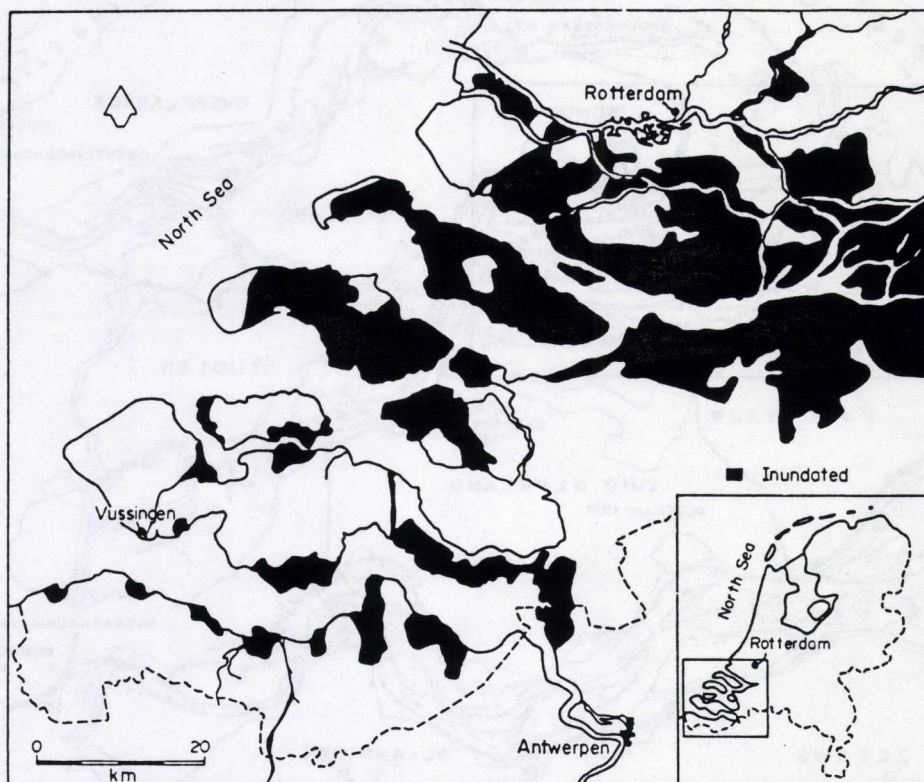


Fig.1.3.: Het overstroomde gebied in zuidwest Nederland na de ramp van 1953 (uit Elgershuizen, 1981).

van kustparallelle banken voor de koppen van de Zeeuwse eilanden. De vorming van deze banken impliceert sedimenttransport van elders (Oosterschelde; zie verder), waar erosie is opgetreden.

Verder heeft het afsluiten van de verschillende zeegaten het getijdenvolume sterk beïnvloed. Het getijdenvolume van de Oosterschelde verminderde met 5 % als gevolg van de sluiting van het Veerse gat in 1961 (Fig.1.4.). Deze volumevermindering zou echter gecompenseerd worden door een volumetoename als gevolg van de afsluiting van de Grevelingen. Vóór de constructie van de Grevelingendam in 1962 en 1964 (Fig.1.4.) stroomde bij eb een deel van het Krammer-Volkerakwater en een deel van het vloedwater in de Grevelingen. Na afdamming van de Grevelingen (Fig.1.4.) werden deze watermassa's toegevoegd aan het getijdenvolume van de Oosterschelde. De afsluiting van het Volkerak (Fig.1.4.) veroorzaakte de meest dramatische toename van de getijdenvolumina (met 9 %) van de Oosterschelde. Naast deze artificieel geïnduceerde veranderingen werd langs de Nederlandse kust ook een natuurlijke toename van 4 % van de getijdenamplitude geregistreerd, wat een evenredige verandering in het



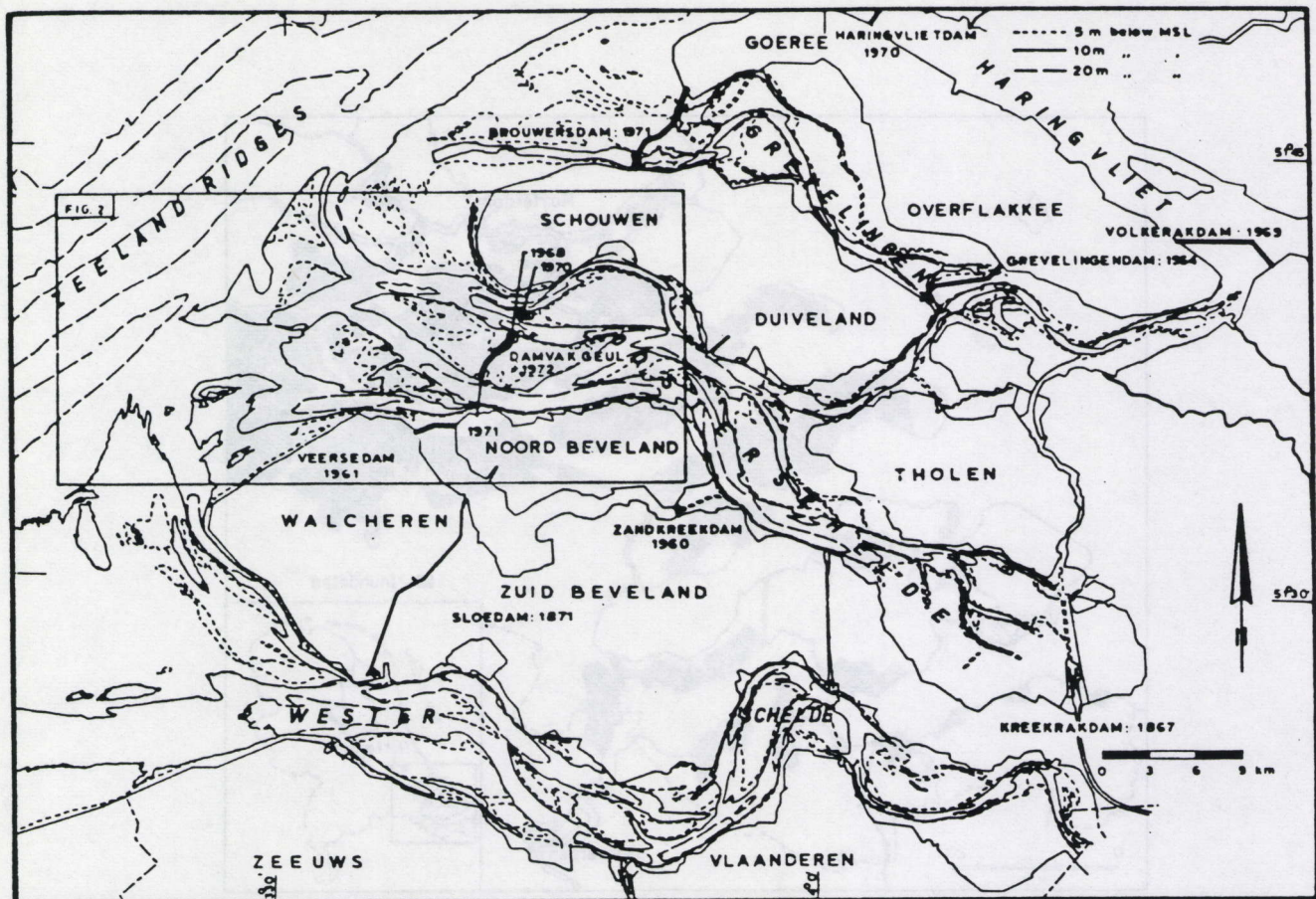


Fig.1.4.: Dieptekaart van zuidwest Nederland met de data van de belangrijkste afdammingen (uit Van den Bergh, 1984).

getijdenvolume van de Oosterschelde impliceert. In totaal wordt de toename van het getijdenvolume van de Oosterschelde sinds de start van het Deltaproject geschat op 25 % (Van den Bergh, 1984).

Als gevolg van deze verdere toename van het getijdenvolume na 1960, vooral in de periode 1970 - 1975 na de afdamming van het Volkerak, is het reeds bestaande erosieproces in de Oosterschelde nog versneld. Ook in het voorste deel van de buitendelta zijn een aantal intergetijdenbanken verdwenen, terwijl de hoofdgeulen verder uitdiepen. Een deel van dit erosiemateriaal verplaatst zich naar het distale deel van de delta, zodat de delta geleidelijk verder zeewaarts expandeert (Van den Bergh, 1984).



#### 1.4. Verantwoording en doelstellingen

(1) Deze studie kadert in een algemeen Bodemdierenonderzoek van de Voordelta (BOVO project), dat deel uitmaakt van een onderzoeksproject dat het effect van de deltawerken op het ecosysteem wil nagaan. Naarmate de voltooiing van het Deltaplan vorderde, werden immers steeds grotere veranderingen waargenomen in het abiotisch milieu van dit gebied (zie hoger). Hiermee gecorreleerd worden evenredige veranderingen op biotisch vlak verwacht. Op het ogenblik van de aanvang van dit onderzoek (de eerste staalname gebeurde in het najaar '84) waren reeds twee zeegaten (Haringvliet en Grevelingen) volledig afgesloten en bevond de constructie van de stormvloedkering zich in een eindfase (voltooid eind 1986).

De studie van de nematoden vormt slechts een onderdeel van een globaal meiobenthosonderzoek. De overige taxa worden beschreven in Huys et al. (1986). Ook het macrobenthos werd bestudeerd (Seip en Brand, 1987), terwijl recent (= 2e fase of Voordelta-project) nog het epibenthos en de bodemvissen in het project zijn betrokken. Parallel met het bodemdierenonderzoek verloopt een onderzoek naar de morfologische ontwikkelingen in de Voordelta, en zijn er gegevens verzameld over de bodemsamenstelling, de waterkwaliteit, de waterbeweging en het voorkomen van vogels (zie rapportage Rijkswaterstaat, dienst getijdenwateren (DGW), Middelburg).

(2) De eerste fase (o.a. deze studie) van het onderzoeksproject had de prospectie van het studiegebied tot doel. Er zijn immers zeer weinig gegevens beschikbaar over de Voordelta, zowel op biotisch, als op abiotisch vlak. Door gebrek aan informatie over o.a. de nematodenfauna (zie Fig.1.1.) is in eerste instantie een inventarisatie van het gebied vereist, zodat een uitgangssituatie wordt vastgelegd. Dan pas kunnen gebieden worden aangewezen die het meest geschikt zijn voor verdere monitoring.

Rekening houdend met de geografische ligging van de verschillende riviergeulen enerzijds, en met de reeds beschikbare gegevens over het abiotisch milieu anderzijds, werden 20 stations uitgeselecteerd om een zo representatief mogelijk beeld te verkrijgen van de aanwezige nematodengemeenschappen in de Voordelta.

(3) In een ander aspect van deze studie wordt nagegaan in hoeverre de



verspreiding van soorten en de structuur van de gemeenschappen gecorreleerd is met verschillende natuurlijke omgevingsgradiënten. De Voordelta is immers niet alleen omwille van zijn dynamisch en onstabiel karakter een uniek studiegebied, maar ook omwille van zijn ruimtelijke heterogeniteit. Naast de sedimentsamenstelling en de bodemmorfolgie (o.a. bepaald door de diepte en de geografische ligging) vormen ook de hydrodynamiek (stroomsnelheden en golfwerking) en de waterkwaliteit (saliniteit, zwevende stofgehalte, chlorofyl a-gehalte) uitgesproken omgevingsgradiënten, die belangrijk kunnen zijn voor de structurering van de aanwezige nematodengemeenschappen.

Het aantonen en evalueren van het eventuele belang van elk van deze omgevingsgradiënten en hun correlatie met de structuur van de gemeenschappen zal toelaten na te gaan of deze gegevens bruikbaar zijn om voorspellingen te doen over de vorm van de aanwezige gemeenschappen op basis van de abiotische milieukekenmerken, en omgekeerd.

(4) Vervuiling is een andere omgevingsfactor, naast de natuurlijke gradiënten en de impact van de deltawerken, die het ecosysteem van de Voordelta beïnvloedt. De voornaamste bronnen van vervuiling zijn de Westerschelde, waarvan de reststroom noordwaarts gericht is, en de Nieuwe Waterweg en de Haringvlietsluizen, welke de belangrijkste afvoerwegen zijn van de Rijn en de Maas. De ligging van de bemonsterde stations laat toe een vergelijkende studie te maken tussen de nematodengemeenschappen van sterk vervuilde gebieden, zoals de Westerscheldemonding en de zone voor de Haringvlietsluizen enerzijds, en minder vervuilde gebieden zoals het Brouwershavensche gat voor de Grevelingen en in mindere mate het gebied voor de Oosterscheldemonding anderzijds.

(5) In totaal werd elk station driemaal bemonsterd, en dit over een tijdsspanne van anderhalf jaar. Dergelijke staalnamefrequentie laat niet toe om gedetailleerd de temporele evolutie van de nematodengemeenschappen te bespreken. Het geeft ons uitsluitend een indicatie van de stabiliteit van de gemeenschappen, al of niet gecorreleerd met de stabiliteit van het milieu. Dergelijke informatie is noodzakelijk als basis voor diepgaander onderzoek.

Het uiteindelijke doel van deze verhandeling bestaat erin om het gebruik van nematoden in monitoring van een heterogeen en onstabiel



gebied zoals de Voordelta op verschillende niveau's te evalueren (vb. aan de hand van densiteiten, biomassa, productie, diversiteit, trofische structuur en soortensamenstelling). Door haar exploratieve opzet, moet deze studie vooral als basis dienen voor meer gericht onderzoek, waarvan de nood zal blijken uit de bekomen resultaten.



geden aan de voorzijde en achterzijde van de kaarten (v. 1. en  
de hand van de kaarten, de kaarten, de kaarten, de kaarten, de kaarten,  
afstand en de afstand van de kaarten. Door het gebruik van de kaarten,  
de kaarten van de kaarten als de kaarten van de kaarten, waarvan  
de kaarten van de kaarten uit de kaarten van de kaarten.



## 2. MATERIAAL EN METHODEN

### 2.1. stations en campagnes

Rekening houdend met de geografische ligging van de verschillende riviergeulen en met de reeds beschikbare gegevens over de sediment-samenstelling, de bodemmorfologie en de hydrodynamiek, werden in het sublittorale Voordeltagebied 20 (van de oorspronkelijk 67 bemonsterde) stations uitgeselecteerd (Fig.2.1.). Van noord naar zuid zijn dit :

- station 1 : ten zuiden van de monding van de Nieuwe Waterweg tegen de 10 meter dieptelijn.
- station 3 : ter hoogte van de Haringvlietsluizen
- station 11 : ter hoogte van Goeree
- station 18 : ten noorden van de Grevelingengeul.
- station 24 en 25 : ten noorden van de monding van de Grevelingengeul, tegen de 10 meter dieptelijn.

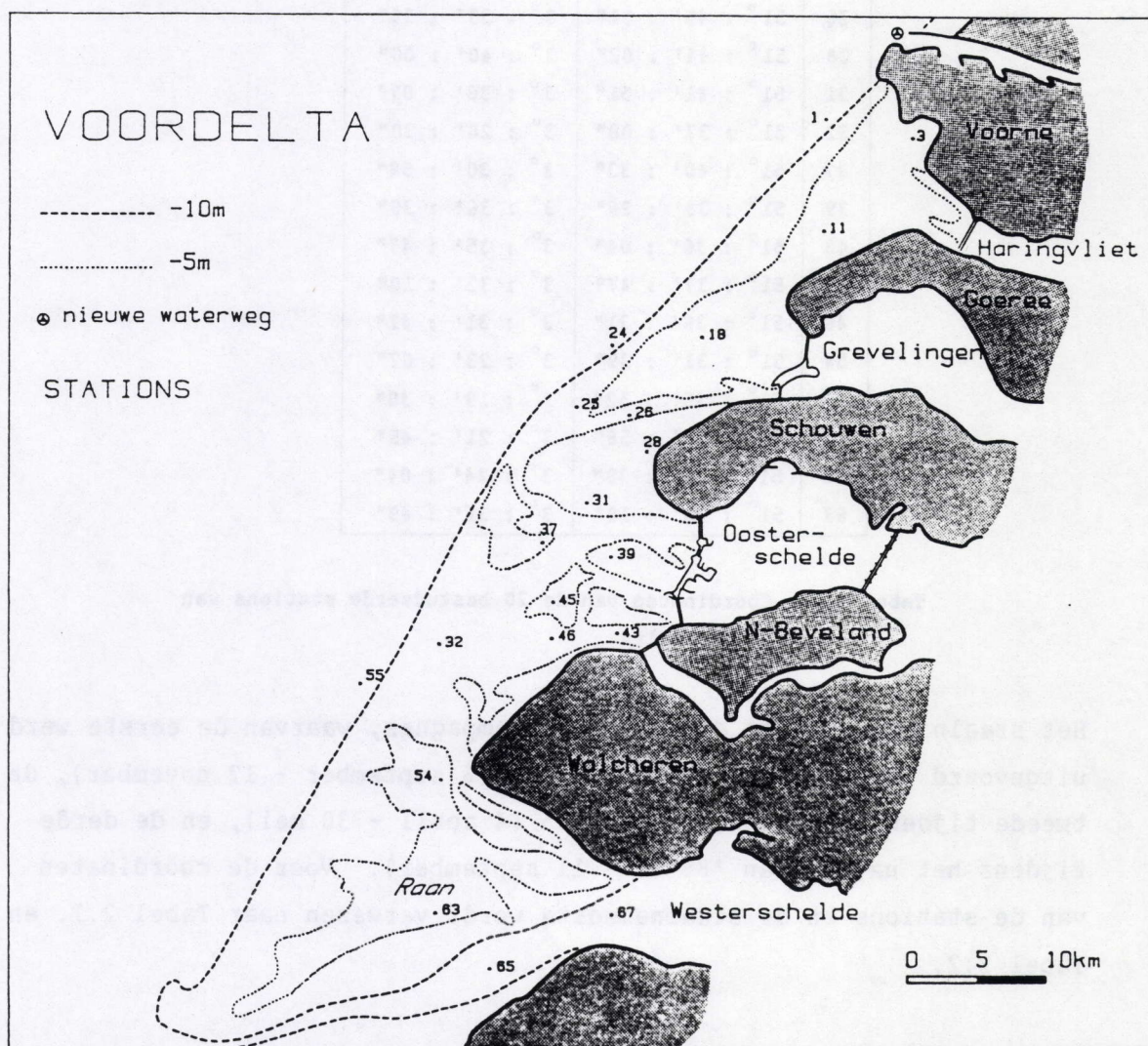


Fig.2.1.: De 20 bestudeerde stations van de Voordelta



- station 26 : in de Grevelingengeul (Brouwershavensche gat)
- station 28 en 31 : ter hoogte van Schouwen
- station 37, 39 en 45 : op ondiepe platen in de Oosterscheldemonding
- station 43, 46 en 32 : in de geul van de Oosterscheldemonding (= Roompot)
- station 55 : in de zeewaartse uitloper van de Oosterscheldemonding
- station 54 en 63 : op de Vlake van de Raan
- station 65 en 67 : in de geul van de Westerscheldemonding, ter hoogte van Wielinge.

st.	Noorderbreedte	Oosterlengte
1	51° : 55' : 53"	3° : 56' : 57"
3	51° : 54' : 44"	4° : 01' : 51"
11	51° : 51' : 23"	3° : 55' : 04"
18	51° : 48' : 02"	3° : 45' : 35"
24	51° : 48' : 06"	3° : 40' : 00"
25	51° : 46' : 18"	3° : 36' : 49"
26	51° : 45' : 01"	3° : 39' : 28"
28	51° : 44' : 02"	3° : 40' : 00"
31	51° : 41' : 51"	3° : 36' : 07"
32	51° : 37' : 00"	3° : 26' : 30"
37	51° : 40' : 33"	3° : 30' : 58"
39	51° : 39' : 26"	3° : 36' : 39"
43	51° : 36' : 04"	3° : 35' : 47"
45	51° : 37' : 47"	3° : 32' : 10"
46	51° : 36' : 31"	3° : 31' : 42"
54	51° : 31' : 39"	3° : 23' : 07"
55	51° : 35' : 52"	3° : 19' : 30"
63	51° : 26' : 58"	3° : 21' : 45"
65	51° : 24' : 39"	3° : 24' : 04"
67	51° : 25' : 19"	3° : 31' : 49"

Tabel 2.1.: Coördinaten van de 20 bestudeerde stations van de Voordelta.

Het staalnameprogramma omvatte drie campagnes, waarvan de eerste werd uitgevoerd tijdens het najaar van '84 (6 september - 12 november), de tweede tijdens het voorjaar van '85 (4 april - 30 mei), en de derde tijdens het najaar van '85 (2 - 11 september). Voor de coördinaten van de stations en de staalnamedata wordt verwezen naar Tabel 2.1. en Tabel 2.2.



	najaar '84				voorjaar '85				najaar '85			
st.	datum	gr.	A	B	datum	gr.	A	B	datum	gr.	A	B
1	12/11	VV	8.0	7.0	10/4	Bx	21.5	16.0	2/9	Bx	14.5	17.0 *
3	12/11	VV	9.5	10.0	1/5	VV	10.0	7.0	11/9	Bx	10.0	9.0 *
11	12/11	Bx	9.0	6.5	4/4	Bx	11.0	12.0	11/9	Bx	14.5	11.0 *
18	2/11	VV	12.5	12.0	15/4	Bx	13.0	16.0	11/9	Bx	20.0	17.0 *
24	1/11	Bx	12.5	11.5	15/4	Bx	18.5	17.5	2/9	Bx	16.0	15.0 *
25	13/11	VV	8.5	8.5	15/4	Bx	13.0	16.0	2/9	Bx	13.0	13.5 *
26	2/11	VV	10.5	9.0	4/4	Bx	9.5	13.0	2/9	Bx	22.0	22.0 *
28	1/11	VV	11.0	11.5	14/5	VV	10.5	12.0	9/9	Bx	17.0	19.5 *
31	1/11	VV	13.0	14.0	22/5	VV	9.5	9.5	11/9	Bx	17.0	19.5 *
32	3/10	Bx	11.5	14.0	16/4	Bx	15.0	14.5	10/9	VV	8.5	9.0 *
37	1/11	VV	12.0	13.0	10/4	VV	13.0	11.0	10/9	VV	10.5	8.0
39	17/10	VV	10.0	10.0	22/5	VV	8.5	8.5 *	9/9	Bx	12.5	15.0 *
43	6/09	VV	14.0	15.0	7/5	VV	8.0	8.0	3/9	Bx	19.0	13.5
45	17/10	VV	12.5	13.5	10/4	VV	8.0	8.0 *	10/9	Bx	17.0	12.0
46	17/10	VV	10.5	8.0	7/5	VV	14.0	13.5	3/9	Bx	18.0	19.0 *
54	6/11	VV	8.0	9.0	30/5	VV	11.0	9.0	10/9	Bx	17.0	16.0 *
55	3/10	Bx	14.5	15.0	17/4	Bx	20.5	17.0	10/9	VV	11.0	10.5 *
63	6/11	Bx	10.0	11.0	30/5	VV	8.0	8.5	10/9	VV	12.0	11.5 *
65	2/10	VV	22.0	15.0	25/4	Bx	-	- *	4/9	Bx	25.0	24.5 *
67	13/09	Bx	18.5	12.0	23/4	Bx	34.0	33.0 *	4/9	Bx	22.0	19.5 *

Tabel 2.2.: Staalnamedatum, type grijper (gr.: met VV = Van Veen en Bx = Boxcorer), en hoogte van de substalen (A en B; in cm) per station en per campagne (staalnamen waarvan slechts één replica tot op soortniveau is geanalyseerd zijn aangeduid met \*).

## 2.2. Staalname

De staalname werd uitgevoerd vanop de schepen 'Holland', 'Hammen' en 'Smal Agt', eigendom van Rijkswaterstaat (Nl). Per campagne werd in elk station één bodemstaal genomen met behulp van een Van Veen-grijper of een Boxcorer (met een respectievelijk bemonsteringsoppervlak van 0.1 m<sup>2</sup> en 0.25 m<sup>2</sup>). Uit elk staal werden, door middel van plexiglazen buizen met een doorsnede-oppervlak van  $\pm 10$  cm<sup>2</sup>, vijf substalen genomen : twee voor meiobenthosonderzoek, één voor biomassabepaling, één voor de granulometrische analyse van het sediment en één als reservemateriaal.



Zowel bij de Van Veen- als bij de Boxcorer-stalen werden de substalen zo ver mogelijk van de randen van de grippers genomen om eventuele verstoringseffecten te reduceren en, in het geval van een Van Veen-grijper, om een zo groot mogelijk substaal te kunnen nemen. Tabel 2.2. geeft de respectievelijke hoogte van de substalen. Deze variëren tussen 6 en 34 cm.

Alle meiobenthosstalen werden aan boord gefixeerd door warme (60°C) geneutraliseerde formol toe te voegen tot een eindconcentratie van 4 % werd bereikt.

### 2.3. Extractieprocedure

In het laboratorium werden de stalen tien maal gedecanteerd over een 38 µm zeef, wat volstaat voor de extractie van de meiofauna uit slibarme, zandige stalen (Hulings en Gray, 1971). Wanneer deze fracties nog te veel slib en detritus bevatten werden de stalen, na verwijdering van de zandfractie, gecentrifugeerd (Heip et al., 1985). Hierbij werd een silicasol Ludoxoplossing (HS 40 % - 1/2 verdund) gebruikt, die gekenmerkt is door een lage viscositeit, en ook geen osmotische werking heeft zodat plasmolyse bij de nematoden wordt vermeden. Een nadeel is het uitvlokken met NaCl en dubbelwaardige ionen. Dit werd echter voorkomen door te spoelen.

### 2.4. Tellingen en determinaties

Van twee replica's per staal werd het totaal aantal nematoden geteld onder een stereoscopische microscoop (WILD M5). Voor de drie campagnes samen werden 73128 specimens geteld.

Tijdens de eerste campagne (najaar '84) werden in totaal 40 replica's (2 per station) bestudeerd. Als gevolg van tijdsgebrek in functie van de BOVO-rapportage, en aangezien tijdens deze campagne op basis van de soortensamenstelling steeds een grote affiniteit werd gevonden tussen de replica's van elk station (zie Hoofdstuk 7), werd voor de twee volgende campagnes, het aantal bestudeerde replica's voor verscheidene stations gereduceerd tot één. In Tabel 2.2. is aangeduid voor welke stations en welke campagnes slechts één replica op soortniveau werd bestudeerd.



Om verdere microscopische studie mogelijk te maken, werden per replica (indien het totale aantal nematoden dit toeliet) willekeurig 200 specimens uitgepikt, en via een reeks dehydraterende ethanol-glycerol oplossingen (Seinhorst, 1959; De Grisse, 1965) overgebracht in zuivere glycerine. Voor de eerste twee campagnes werden de nematoden in Cobb-preparaten gebracht (Cobb, 1917) wat het onderzoek langs twee zijden toelaat. De nematoden werden bestudeerd met een WILD microscoop type M20 of met een LEITZ Dialux 20 microscoop, voorzien van interferentie-contrast. Tijdens de verwerking van de laatste campagne werden de nematoden op soort gebracht met behulp van een LEITZ diavert omkeermicroscoop. In totaal werden 14541 individuen tot op soortniveau gedetermineerd. De meeste soorten waren bekend. Twee soorten werden herbeschreven (Vanreusel en Vincx, in druk; Vincx en Vanreusel, in druk).

## 2.5. Biomassabepaling

### 2.5.1. Wegingen

De gemiddelde individuele biomassawaarde (drooggewicht) per station werd bepaald met behulp van een Mettler ME22/BA22 microbalans (met een nauwkeurigheid van 0.1 µg). Daarvoor werden voor telkens één replica 200 nematoden, na herhaaldelijk spoelen met *aqua bidest*, overgebracht in een getarreed aluminiumschuitje. Na twee uur drogen en 30 minuten afkoelen in een exsiccator, werd de weging uitgevoerd.

### 2.5.2. Metingen

Om een idee te verkrijgen van de verdeling van de individuele biomassa-waarden over verschillende klassen werden, voor de voor determinatie uitgepikte nematoden, de individuele biomassawaarden bepaald aan de hand van de formule van Andrassy (1956). Deze wordt gegeven als :

$$G = \frac{a^2 \times b}{1600} \quad (\text{in mg versgewicht})$$

met  $a$  = maximale lichaamsbreedte

$b$  = lichaamslengte



De breedte van de wijfjes werd vóór de vulva gemeten, en voor de lengtebepalingen werden filiforme staarten niet meegerekend. Het drooggewicht werd dan berekend als 15 % van het versgewicht (Heip et al., 1985).

Deze biomassaspectra werden ook gebruikt voor productieschattingen (Vranken en Heip, 1986a; zie Hoofdstuk 10).

## 2.6. Granulometrische analyse

### 2.6.1. Methode

Elk sedimentstaal werd gedurende twee tot zes uur gedroogd op 110 °C . Na homogenisatie van het sediment werd een fractie van 25 g op een reeks van zeven gebracht, opgesteld volgens dalende diameter, gaande van 1 mm tot 0.062 mm. De grintfractie werd vooraf reeds verwijderd op een 2 mm-zeef. Elke fractie die op een zeef achterbleef werd gewogen met een nauwkeurigheid van 10 µg.

### 2.6.2. Beschrijving

De grootte van de sedimentpartikels is gekenmerkt door een continue distributie. Om de beschrijving van deze distributie te vereenvoudigen worden de sedimentdeeltjes volgens een bepaalde arbitraire schaal onderverdeeld in een aantal grootteklassen. Door voor elke klasse de aanwezige fractie (gewichtsprocent) te bepalen wordt een idee verkregen

Name	Grade Limits	
	mm	µm
Boulder	> 256	
Cobble	256-64	
Pebble	64-4	
Granule	4-2	
Very coarse sand	2-1	2000-1000
Coarse sand	1- $\frac{1}{2}$	1000-500
Medium sand	$\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{4}$	500-250
Fine sand	$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{8}$	250-125
Very fine sand	$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{16}$	125-62
Silt	$\frac{1}{16}$ - $\frac{1}{256}$	62-4
Clay	< $\frac{1}{256}$	< 4

Tabel 2.3.: De Wentworth schaal voor granulometrische classificatie (uit Holme en McIntyre, 1984).



van de sedimentsamenstelling. In benthische en geologische mariene studies wordt er meestal gebruik gemaakt van de Wentworth schaal, gebaseerd op 1 mm en een ratio van 2 (Tabel 2.3.; Holme en McIntyre, 1984).

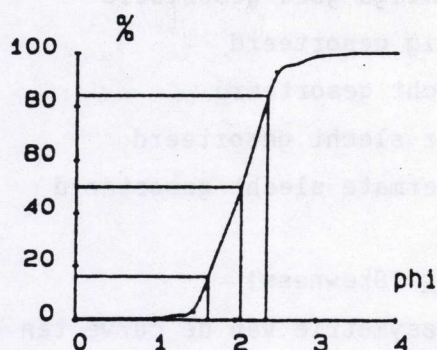


Fig.2.2.: Cumulatieve frekwentiecurve

Om statistische en grafische redenen werd deze geometrische schaal logaritmisch (met basis 2) getransformeerd (Holme en McIntyre, 1984), waarbij  $\phi = -\log_2$  (partikeldiameter in mm). De cumulatieve gewichtsprocenten uitgezet in functie van de getransformeerde korrelgrootteklassen geeft een sigmoidale curve (= cumulatieve frekwentiecurve; Fig.2.2.), in de veronderstelling dat de data normaal verdeeld zijn. De vorm van de korrelgroottedistributie van de zandfractie wordt uiteindelijk beschreven aan de hand van de drie volgende parameters :

- (1) Mediane korrelgrootte Md. ( $\phi$ ) of Md. (mm)

Deze wordt bepaald als de  $\phi$  waarde die overeenkomt met het punt waar de 50 % lijn de cumulatieve curve snijdt.

- (2) Sorteringscoëfficiënt Sort. ( $\phi$ )

Dit is een maat voor de spreiding van de data rond de mediane korrelgrootte. Deze coëfficiënt wordt bepaald als :

$$QD \phi = \frac{Q_{75} \phi - Q_{25} \phi}{2}$$

met  $Q_{75} \phi$  en  $Q_{25} \phi$  = de  $\phi$  waarden die overeenkomen met de punten waar respectievelijk de 75 % - en de 25 % - lijn de curve snijden.



De sorteringsklassen die worden onderscheiden zijn (uit Holme en McIntyre, 1984) :

< 0.35 Ø	zeer goed gesorteerd
0.35 - 0.50 Ø	goed gesorteerd
0.50 - 0.71 Ø	gematigd goed gesorteerd
0.71 - 1.00 Ø	matig gesorteerd
1.00 - 2.00 Ø	slecht gesorteerd
2.00 - 4.00 Ø	zeer slecht gesorteerd
> 4.00 Ø	uitermate slecht gesorteerd

### (3) Scheefheidscoëfficiënt (Skewness)

Dit is een maat voor de assymetrie van de curve ten opzichte van de mediane korrelgrootte. Deze coëfficiënt wordt bepaald als :

$$Sk \ Ø = \frac{Q_{75} \ Ø - Q_{25} \ Ø}{2} - Md. (\Ø)$$

als  $Sk \ Ø = 0$  dan is het gemiddelde gelijk aan de mediaan  
> 0 dan ligt het gemiddelde rechts van de mediaan  
< 0 dan ligt het gemiddelde links van de mediaan

## 2.7. Diepte

De diepte werd bepaald met een echolood, en aan de hand van bodemkaarten uit 1985 (Rijkswaterstaat directie Zeeland, adviesdienst Vlissingen) omgerekend naar meters ten opzichte van het Nieuw Amsterdams Peil (N.A.P.).

## 2.8. Hydrodynamiek

### 2.8.1. Orbitaalsnelheid

De orbitaalsnelheid (Vorb. : in m/s) is een maat voor de snelheid van het water op de bodem als gevolg van de golfslag. Het is een functie van de golfhoogte H, de golfperiode T, de golflengte L en de diepte d. De orbitaalsnelheid neemt omgekeerd evenredig toe met de diepte. De golfhoogte, afgeleid van een isolijnen-kaart (Rijkswaterstaat directie Zeeland, adviesdienst Vlissingen), is maximaal 0.65 maal de diepte. De



golfperiode is bepaald door gebruik te maken van een empirische relatie tussen T en H :  $T = 3.59 * H^{0.45}$ . De golflengte is bepaald volgens de methode van Eckert (zie intern verslag DGW Middelburg : Van Dijke en Buys, 1987).

#### 2.8.2. Stroomsnelheid

Minimale en maximale stroomsnelheden zijn berekend met het door Rijkswaterstaat (DGW Middelburg) ontwikkelde WAQUA Randdelta II model (Langerak et al., 1987), met als randvoorwaarden een gemiddeld getij zoals opgetreden op 2 september, 1975.

#### 2.9. Waterkwaliteit

Waterkwaliteitsvariabelen zijn bepaald op grond van maandelijkse oppervlaktebemonsteringen met een helikopter in de jaren '83 en '84 door Rijkswaterstaat (DGW, Den Haag). De gebruikte gegevens zijn jaargemiddelden van de zoetwaterfractie, het chlorofyl a-gehalte ( $\mu\text{g/l}$ ) en het zwevende stofgehalte ( $\text{mg/l}$ ). De zoetwaterfractie werd bepaald uit het chloridegehalte :

$$\text{zoetwater} = \frac{(\text{chloride} - 19500)}{100 - 19500} * 100 \%$$

(zie intern verslag DGW middelburg : Van Dijke en Buys, 1987)

#### 2.10. Statistische verwerking

##### 2.10.1. Vergelijking van stalen

##### 2.10.1.1. Niet-parametrische test

Door middel van een statistische test kan worden nagegaan of het verschil tussen staalgemiddelden significant is, of dat dit verschil kan verklaard worden door de fout op het geschatte populatiegemiddelde. De bestaande testen zijn parametrisch of niet-parametrisch. Aangezien de voorwaarden voor parametrische testen (i.e. de bestudeerde waarden zijn normaal verdeeld en de parameters van deze verdeling (bv. het gemiddelde en de



variantie) zijn gelijk voor elk staal) meestal niet vervuld zijn, wordt vooral gebruik gemaakt van niet-parametrische testen waarvoor deze voorwaarden niet gelden. Niet-parametrische testen worden dikwijls bekritiseerd, aangezien niet alle beschikbare informatie wordt gebruikt. Verscheidene niet-parametrische testen zijn echter bijna even efficiënt als hun parametrische equivalenten, wanneer aan alle condities voor een parametrische test wordt voldaan. Zijn deze voorwaarden niet vervuld, dan is de niet-parametrische test zelfs krachtiger.

Zo bedraagt de efficiëntie van de Kruskal Wallis-test (gebaseerd op ranking), en die vooral geschikt is voor kleine stalen, reeds 96 % (Siegel, 1956). Als nulhypothese wordt getest of alle stalen afkomstig zijn van dezelfde populatie. Dit geldt wanneer het gemiddelde tussen de stalen niet significant verschilt. Na ranking van de waarnemingen wordt volgende coefficient K berekend :

$$K = \frac{12}{N(N+1)} \sum \frac{(R_i)^2}{n_i} - 3(N+1)$$

met  $R_i$  = som van de ranks in staal  $i$

$i$  = aantal stalen

$N = \sum n_i$

$n_i$  = som van alle waarnemingen in staal  $i$

K is bij benadering verdeeld als  $\chi^2$  met  $df = i - 1$  vrijheidsgraden.

#### 2.10.1.2. Multipele vergelijking

Wanneer meer dan twee stalen worden vergeleken door middel van de Kruskal Wallis-test en de nulhypothese wordt verworpen, kan door middel van een a posteriori test (Conover, 1971) worden nagegaan welke stalen onderling verschillen. Twee populaties verschillen onderling wanneer :

$$\left( \frac{R_i}{n_i} - \frac{R_j}{n_j} \right) > t_{(1-\alpha/2)} \left( S^2 \frac{N-1-K}{N-k} \right)^{1/2} \left( \frac{1}{n_i} + \frac{1}{n_j} \right)^{1/2}$$

met  $N$  = aantal waarnemingen

$k$  = aantal stalen

$n_i$  = aantal waarnemingen in het  $i$ -de staal



$n_j$  = aantal waarnemingen in het j-de staal

$R_i$  = som van ranks in het i-de staal

$R_j$  = som van ranks in het j-de staal

$t_{(\alpha/2)}$  = 'quantile' van de t-distributie met N-k vrijheidsgraden

$S^2 = N(N + 1)/12$

K = Kruskal Wallis-coëfficiënt

#### 2.10.1.3. Parametrische test

Om na te gaan of er significante verschillen bestaan tussen de 20 stations op basis van de verdeling van de ln getransformeerde individuele biomassawaarden wordt er gebruik gemaakt van een parametrische éénwegs-variantieanalyse. De totale variatie in een dataset wordt onderverdeeld in componenten op basis van bepaalde eigenschappen. Het relatief belang van de verschillende eigenschappen wordt dan nagegaan door een F-test tussen elke component van de variatie en de error -variatie. Een One way anova wordt gebruikt wanneer vergelijkingen worden gemaakt tussen een aantal onafhankelijke stalen, afkomstig van verschillende populaties. Voor een gedetailleerde mathematische achtergrond van deze analyse wordt verwezen naar Sokal en Rohlf (1981).

#### 2.10.2. Correlatieberekening

##### 2.10.2.1. Correlaties tussen twee variabelen

De niet parametrische Spearman rank-correlatiecoëfficiënt, die eveneens gebaseerd is op ranking van waarnemingen, wordt gekenmerkt door een efficiëntie van 91 % (Siegel, 1956). Wanneer een correlatie wordt berekend tussen twee variabelen (X en Y), dan worden deze X- en Y-waarden in eerste instantie afzonderlijk gerankt. De Spearman rank-correlatiecoëfficiënt wordt dan berekend als :

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n(n^2 - 1)}$$

met  $n$  = som van het aantal waarnemingen van X en Y

$d$  = verschil tussen elk paar rankingswaarden



### 2.10.2.2. Vergelijking van de relatieve abundanties in twee onafhankelijke stalen

Om de correlatie tussen de relatieve abundanties van twee soorten na te gaan wordt gebruik gemaakt van een  $\chi^2$ -onafhankelijkheidstest, ook wel onafhankelijkheidstafel genoemd (Greig en Smith, 1964). Daarvoor worden de frekwentiedistributies van beide soorten (soort A en B) tegenover elkaar uitgezet, met als resultaat volgende tafel :

A/B	$X_1$	.	$X_i$	.	$X_n$	
$Y_1$	$z_{11}$	.	$z_{i1}$	.	$z_{n1}$	$\sum_{i=1}^n z_{i1}$
.	.	.	.	.	.	.
$Y_j$	$z_{j1}$	.	$z_{ji}$	.	$z_{jn}$	$\sum_{i=1}^n z_{ji}$
.	.	.	.	.	.	.
$Y_m$	$z_{m1}$	.	$z_{mi}$	.	$z_{mn}$	$\sum_{i=1}^n z_{mi}$
	$\sum_{j=1}^m z_{j1}$	.	$\sum_{j=1}^m z_{ji}$	.	$\sum_{j=1}^m z_{jn}$	

met  $X_i$  = de relatieve abundantieklasse van soort A

$Y_j$  = de relatieve abundantieklasse van soort B

$z_{ji}$  = de frekwentie dat de relatieve abundantie van soort A tot klasse  $X_i$  behoort, terwijl de relatieve abundantie van soort B tot de klasse  $Y_j$  behoort.

$i$  = aantal klassen van soort A

$j$  = aantal klassen van soort B

De relatie tussen beide soorten worden dan berekend als :

$$\chi^2 = \frac{\sum (f_{ob}^i - f_{xp}^i)}{f_{xp}^i}$$

met  $f_{ob}^i$  = de geobserveerde celfrekwentie =  $z_{ji}$

$f_{xp}^i$  = de verwachte celfrekwentie =  $c_i r_j / N$



met  $c_i = \sum_{j=1}^m z_{ji} =$  som van frekwenties in kolom  $i$   
 $r_j = \sum_{i=1}^n z_{ji} =$  som van frekwenties in rij  $j$   
 $N =$  aantal stalen

Hoe groter het verschil tussen de geobserveerde en de verwachte frekwentie, hoe groter  $\chi^2$ .

De vrijheidsgraden van deze  $\chi^2$  test worden berekend als :

$$df = (r - 1)(k - 1)$$

met  $r$  en  $k =$  het respectievelijk aantal rijen en kolommen.

Een kleine  $\chi^2$  waarde wordt geïnterpreteerd als het afwezig zijn van elke correlatie tussen beide soorten. De relatieve abundantieklassen, die voor beide soorten zijn gebruikt, zijn : 0 %, - 1 %, - 2 %, - 4 %, - 10 %, - 20 %, - 30 %, - 40 %, - 50 %, - 100 % .

### 2.10.3. Diversiteit

De diversiteit is een maat voor de structuur van een gemeenschap in termen van aantal soorten (= soortenrijkdom) en spreiding van de individuen over de soorten (= evenness).

#### 2.10.3.1. Diversiteitsindices

Naargelang de auteur wordt de diversiteit door middel van verschillende indices beschreven. Heip et al. (1988a) geven een overzicht van de belangrijkste diversiteitsindices en evalueren hun gebruik in meiobenthisch onderzoek. De meest gebruikte indices zijn de Shannon-Wiener- ( $H'$ ) en de Simpson- ( $SI$ ) index. Beide indices zijn functie van de relatieve soorten-abundanties (Pielou, 1975).

(1) De Shannon-Wiener-index (Shannon en Weaver, 1949)

$$H' = - \sum_{i=1}^N p_i \log p_i$$

met  $p_i = n_i / N$

$n =$  aantal soorten

$N =$  aantal individuen

Voor een bepaald aantal soorten is  $H'$  maximaal wanneer alle soorten in dezelfde proporties aanwezig zijn. Verder neemt  $H'$



recht evenredig toe met het aantal soorten.

(2) De Simpson-index (Simpson, 1949)

Het is een dominantie-index die de waarschijnlijkheid uitdrukt dat twee individuen die willekeurig uit een staal worden gepikt tot dezelfde soort behoren. De gecombineerde waarschijnlijkheid dat beide individuen tot soort  $i$  behoren wordt dan gegeven als :

$$SI = \sum_{i=1}^n \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Hoe hoger de waarschijnlijkheid, hoe kleiner de diversiteit.

In deze studie werden  $H'$  en  $SI$  niet afzonderlijk berekend. Deze indices worden wel gebruikt in de diversiteitsreeks van Hill (1973).

(3) Hill's diversiteitsreeks

Hill (1973) definieerde een set van diversiteitsindices van verschillende orde. De diversiteit van orde  $a$  is gedefinieerd als :

$$N_a = \frac{1/(1 - a)}{(\sum p_i^a)}$$

met  $p_i$  = de proportie van soort  $i$  in het staal

Als  $a = 0$  :  $N_0 = S$  = het aantal soorten

$a = 1$  :  $N_1$  is niet gedefinieerd door bovenstaande vergelijking.

Als  $N_1 = \lim_{a \rightarrow 1} (N_a)$  dan is  $\exp(H')$  een goede benadering van  $N_1$  ( $H'$  is wel berekend als  $\ln$  i.p.v.  $\log$ ).

$a = 2$  :  $N_2 = 1/ SI$

$a = +\infty$  :  $N_{+\infty}$  = de reciproke van de relatieve abundantie van de meest abundante soort. Het is een dominantie-index. In deze studie wordt de relatieve abundantie van de meest abundante soort gebruikt (=  $d$ ).



De evenness wordt door Hill (1973) uitgedrukt als :

$$E_{a,b} = N_a / N_b$$

met  $N_a$  en  $N_b$  = de diversiteitsindices van respectievelijk orde a en b.

Volgens Hill (1973) zijn  $E_{1,0}$  en  $E_{2,1}$  de meest geschikte indices.  $E_{2,1} = \exp(H') / S$  wordt door Heip (1974) veranderd in  $(\exp(H') - 1) / (S - 1)$ , zodat deze index 0 benadert wanneer de evenness afneemt in soortenarme gemeenschappen. Als gevolg van de algemene correlatie tussen de evenness en het aantal soorten, benadert  $E_{1,0}$   $1/S$  wanneer zowel  $\exp(H')$ , als  $S$  een waarde van 1 benaderen.

Heip et al. (1988a) verkiezen het gebruik van de diversiteitsreeks van Hill (1973) boven de Shannon - Wiener- en de Simpsonindex omwille van volgende redenen :

- De eenheden van  $N_1$  zijn veel natuurlijker dan die van  $H'$  (bits/ind.).  $N_1$  geeft het aantal soorten  $S'$  dat  $N_1$  opgeeft als alle soorten hetzelfde aantal individuen bevatten. Verder is  $N_1$  bij benadering normaal verdeeld.
- $N_2$  is de reciproke van de Simpson-dominantie-index, zodat de Simpson-index wordt omgezet in een diversiteitsindex, en  $N_2$  zoals  $N_1$  het equivalent aantal soorten geeft.

$N_2$  geeft meer gewicht aan de meest algemene soort (en is dus minder beïnvloed door de zeldzame soorten dan  $N_1$ ).  $N_1$  op haar beurt geeft minder gewicht aan de zeldzame soorten dan  $N_2$ , waarbij alle soorten evenwaardig worden beschouwd.

#### (4) Trofische diversiteit

Deze index wordt gebruikt als maat voor de verdeling van de individuen over de vier voedingstypes (Heip et al., 1984).

$TD = \sum \theta^2$  met  $\theta$  = de relatieve abundantie van elk voedingstype.



### 2.10.3.2. Soorten-abundantie-distributie

In zogenaamde k-dominantie curven wordt de gecombineerde dominantie van de k meest dominante soorten beschouwd (Lambshead et al., 1983). Voor elk staal worden de soortenabundanties cumulatief uitgezet ten opzichte van de soortenrank op logaritmische schaal. Volgens Lambshead et al. (1983) toont deze methode veel beter verschillen tussen gemeenschappen dan de hoger beschreven diversiteitsindices, omdat bij het berekenen van indices een grote hoeveelheid informatie verloren gaat. Wanneer de respectievelijke curven van verschillende stalen elkaar kruisen, dan zijn de gemeenschappen niet langer vergelijkbaar op basis van hun diversiteit.

### 2.10.4. Similariteitsanalyse van soorten

Als maat voor het samen voorkomen van twee soorten wordt gebruik gemaakt van de similariteitscoëfficiënt van Jaccard (1908) :

$$Q_J = \frac{C}{(A + B + C)}$$

met A = aantal stalen waarin alleen soort A voorkomt

B = aantal stalen waarin alleen soort B voorkomt

C = aantal stalen waarin zowel soort A, als soort B voorkomt.

Deze coëfficiënt varieert tussen 0 (totale onafhankelijkheid van twee soorten) en 1 (volledige associatie). Het voordeel van deze coëfficiënt is dat de afwezigheid van soorten niet wordt beschouwd, in tegenstelling tot vele andere similariteitscoëfficiënten (Baroni Urbani, 1980).

### 2.10.5. Classificatie en ordinatie van stalen

#### 2.10.5.1. Clusteranalyse

In een clusteranalyse worden variabelen, zoals bijvoorbeeld soorten en stations, geordend op basis van hun onderlinge (dis-)similariteiten. De procedure omvat twee handelingen : (1) de bepaling van de afstand tussen de variabelen, en (2) de groepering van de variabelen, waarvoor telkens verschillende methoden mogelijk zijn. In deze studie worden de



similariteiten tussen de stations op kwalitatieve basis bepaald aan de hand van de Sørensen-coëfficiënt, en op kwantitatieve basis aan de hand van de Bray Curtis-coëfficiënt. De Bray Curtis-coëfficiënt wordt dikwijls gebruikt als maat voor de affiniteit tussen bentische stalen (Hodda, 1986; Heip et al., 1988a).

(1) Sørensen-coëfficiënt (Sørensen, 1948)

Deze kwalitatieve coëfficiënt is gebaseerd op de aan- en afwezigheid van soorten :

$$S = \frac{2a}{2a + b + c}$$

met a = aantal gemeenschappelijke soorten in staal 1 en staal 2.

b = aantal soorten dat alleen in staal 1 voorkomt

c = aantal soorten dat alleen in staal 2 voorkomt

(2) Bray Curtis-coëfficiënt (Bray Curtis, 1957)

Deze kwantitatieve dissimilariteitscoëfficiënt houdt rekening met de relatieve abundanties van de soorten :

$$D_{jk} = \frac{\sum_i |y_{ij} - y_{ik}|}{\sum_i (y_{ij} + y_{ik})}$$

met  $y_{ij}$  = score voor de i-de soort in het j-de staal

$y_{ik}$  = score voor de i-de soort in het k-de staal

$D_{jk}$  = dissimilariteit tussen het j-de en het k-de staal,  
gesommeerd over alle soorten

Uiteindelijk worden de (dis-)similariteitscoëfficiënten onderling vergeleken met als resultaat een clustering van de stalen, voorgesteld in een clusterdendrogram. De classificatie van bentische stalen gebeurt dikwijls aan de hand van hiërarchische agglomeratieve methoden (Heip et al., 1988a). Dit wil zeggen dat de stalen op basis van een bepaald criterium zodanig worden gegroepeerd, dat leden van een groep van een lager hiërarchisch niveau, ook steeds leden zijn van een groep van hogere niveau's (Heip et al., 1988a).

Er bestaan tal van dergelijke clusteringstechnieken. Lance en



Williams (1967) hebben een formule opgesteld, die voor verschillende strategieën geldt :

$$d_{hk} = \alpha_i d_{hi} + \alpha_j d_{hj} + \beta d_{ij} + \gamma(d_{hi} - d_{hj})$$

met  $h, i, j = 3$  groepen die elk  $n_h, n_i$ , en  $n_j$  stalen bevatten

$d_{hi}, d_{hj}$  en  $d_{ij}$  = onderlinge groepsafstanden.

$k$  = nieuwe groep gevormd door clustering van  $i$  en  $j$ , en met

$n_k = n_i + n_j$  elementen.

$d_{hk}$  = afstand van groep  $h$  tot groep  $k$ .

In deze studie werd als clusteringsstrategie group average sorting gebruikt waarbij de afstand tussen twee groepen is gedefinieerd als de gemiddelde afstand tussen alle mogelijke stationsparen, die tussen beide groepen kunnen gevormd worden. Het resultaat van de groepering wordt voorgesteld in een clusterdendrogram. Voor deze techniek geldt dat :

$$\alpha_i = n_i / n_k$$

$$\alpha_j = n_j / n_k$$

$$\beta \text{ en } \gamma = 0$$

De eerste analyse (najaar '84) omvat 40 replica's (2 per station). Aangezien tijdens de eerste campagne (najaar '84) steeds een grote affiniteit werd gevonden tussen de replica's van elk station (zie verder), werd voor de twee volgende campagnes het aantal bestudeerde replica's voor verscheidene stations gereduceerd tot één.

#### 2.10.5.2. Twinspan

Een sinds kort veel gebruikte clustermethode in de gemeenschapsecologie is het twinspanprogramma van Hill (1979a). 'Two-way indicator species' analyse of Twinspan is een hiërarchische dichotome verdelingstechniek waardoor een verzameling van stalen progressief wordt opgesplitst in groepen (= twingroepen) van afnemende grootte (Hill, 1979a). Naast de stalen worden echter ook de soorten geordend zodat enerzijds de similariteiten tussen de stalen rechtstreeks worden aangetoond door het uitselecteren van een aantal karakteristieke soorten en anderzijds de soorten worden geordend op basis van hun ecologische preferenties. Een



belangrijke doelstelling van vele ecologische studies is immers de beschrijving van 'type'- gemeenschappen, die geassocieerd kunnen zijn met bepaalde omgevingsgradiënten (Jongman et al., 1987). Elke stationsgroep (= twingroep) wordt gekarakteriseerd door een groep van differentiële soorten, die bij uitstek in deze stations voorkomen.

Twinspan steunt in totaal op drie ordinaties, die telkens dichotomisch worden opgesplitst :

- (1) De eerste ordinatie is gebaseerd op *reciprocal averaging* (zie verder : DCA). Na een ruwe opdeling van deze ordinatie wordt een eerste dichotomie verkregen.
- (2) Een tweede, verfijnde ordinatie is afgeleid van de eerste ordinatie door de identificatie van differentiële soorten.
- (3) De derde of indicator-ordinatie is niet meer essentieel. Ze is gebaseerd op een klein aantal zeer uitgesproken differentiële soorten.

Elke twingroep wordt dus gekarakteriseerd door een groep van differentiële soorten, die bij uitstek in deze stations voorkomen. Een differentiële soort wordt echter niet alleen op basis van aan- of afwezigheid onderscheiden. Door de definitie van zogenaamde pseudosoorten (hoe meer pseudosoorten, hoe abundanter de soort), wordt er meer gewicht gegeven aan een soort in een bepaalde twingroep naarmate haar relatieve abundanties in de verschillende stations van de twingroep (= meer pseudospecies) groter is.

#### 2.10.5.3. Ordinatie

Door middel van 'Detrended Correspondence' Analyse of DCA worden ordinaties uitgevoerd, waarbij men uitgaat van een gegevensmatrix  $A(n,p)$  met  $p$  gelijk aan het aantal stations, en  $n$  het aantal soorten. Het resultaat van een ordinatie is de ordening van soorten en stalen in een  $N$ -dimensionele ruimte, waarbij de afstand tussen twee variabelen een maat is voor de onderlinge (dis-)similariteit. Elke ordinatie begint met het toekennen van arbitraire gewichten aan de soorten. Voor elk station wordt dan een waarde berekend, die gelijk is aan het gemiddelde van de gewichten van de aanwezige soorten. In het geval van kwantitatieve data wordt aan elk soortgemiddelde een gewicht toegekend, proportioneel tot de



relatieve abundantie van elke soort. Op haar beurt bepaalt het gemiddelde van de waarden van de stations waarin een soort voorkomt het nieuwe gewicht van deze soort. Deze procedure wordt verschillende malen herhaald waardoor de uiteindelijke soorten- en stationsgewichten stabilizeren en onafhankelijk zijn van de oorspronkelijke arbitraire waarden. Op dezelfde manier worden na de eerste ook de tweede en daaropvolgende assen van de N-dimensionele ruimte bepaald, met die conditie dat elke relatie van één van de hogere assen met de eerste as wordt vermeden. Voor een meer gedetailleerde en mathematische achtergrond van deze analyse wordt onder andere verwezen naar Hill (1979b), Hill en Gauch (1980) en Legendre en Legendre (1979).

DCA is een verbeterde versie van CA (correspondance analyse). Het verschil tussen beide analyses ligt in de bepaling van de schaal van de respectievelijke assen, en in de wijze waarop de tweede en de hogere assen zijn berekend. Het oorspronkelijk CA-programma werd aangepast door Hill en Gauch (1980), met als doel het zogenaamde 'hoefijzereffect' (= tendens tot afhankelijkheid van tweede en/of hogere assen van de eerste as) te elimineren.

#### 2.10.6. Discriminantanalyse

Discriminantanalyse is een statistische test, die op basis van verschillende variabelen tegelijkertijd het verschil nagaat tussen twee of meer groepen (in dit geval van stationsgroepen). Door middel van deze test worden een aantal variabelen uitgeselecteerd waarvan een lineaire combinatie de respectievelijke groepen beter onderscheidt dan de oorspronkelijke variabelen. Deze lineaire combinatie of discriminant-functie heeft als vorm :

$$D_1 = d_{11} Z_1 + d_{12} Z_2 + \dots + d_{1p} Z_p$$

met  $d_{1p}$  = gewichtscoëfficiënten of gestandaardiseerde discriminant-functiecoëfficiënten.

$Z_p$  = de gestandaardiseerde waarde van de p discriminerende variabelen.

De gestandaardiseerde coëfficiënten zijn op dusdanige manier afgeleid dat de discriminantscores  $D_1$  in standaardvorm zijn. Dit wil zeggen dat per functie de gemiddelde score over alle individuen 0 bedraagt, terwijl de



standaardafwijking gelijk is aan 1.

Het groepsgemiddelde van een functie wordt berekend als de gemiddelde score (gem.  $D_i$ ) per groep. De gewichtscoefficienten hebben een dusdanige waarde dat de groepsgemiddelden zoveel mogelijk van elkaar verschillen. Na een eerste functie wordt een tweede (enz.) functie berekend die de verschillen tussen de groepsgemiddelden nogmaals maximaliseert onder de voorwaarde dat de gewichtscoefficienten van de tweede functie niet gecorreleerd zijn met die van de eerste functie. Het maximum aantal functies dat zo kan worden afgeleid is één minder dan het aantal groepen, of gelijk aan het aantal discriminerende variabelen als er meer groepen dan variabelen zijn.

De significantie van de respectievelijke discriminantfuncties wordt berekend als de statistische significantie van de discriminerende informatie die nog overblijft. Deze wordt gegeven als Wilk's lambda. Deze lambda-waarde, die kan getransformeerd worden in een  $\chi^2$ -waarde, is groter, naarmate er minder informatie overblijft.

De gewichtscoefficienten van de variabelen zijn een maat voor de bijdrage van deze variabelen in het onderscheiden van de verschillende groepen. Het teken van deze coëfficiënten wijst op de richting van de bijdrage.

De selectie van de variabelen kan al of niet stapsgewijs gebeuren. De stapsgewijze procedure, die in deze studie werd toegepast, begint met de selectie van een variabele op basis waarvan de meest uitgesproken univariate discriminatie van de groepen wordt vastgesteld. Vervolgens wordt deze variabele gecombineerd met elk van de overblijvende variabelen totdat de combinatie van twee variabelen met de meest uitgesproken discriminerende kracht wordt gevonden. Dit gaat zo verder totdat een nieuwe combinatie van  $n$  variabelen niet meer voldoende bijdraagt in het onderscheiden van de respectievelijke groepen. Op deze manier wordt een optimale set van discriminerende variabelen uigeselecteerd. In deze procedure wordt een maat van discriminatie gehanteerd als criterium voor de selectie. Het gebruikte criterium in deze studie is de globale multivariate F-ratio die de verschillen tussen de groepscentroïden (= gemiddelde van alle functies voor een bepaalde groep) en de homogeniteit binnen elke groep in beschouwing neemt. De variabele die de F-ratio maximaliseert, minimaliseert Wilk's lambda, welke een maat is voor de groepsdiscriminatie.

Een ultieme test voor de significantie van de discriminantfuncties gebeurt door a posteriori de oorspronkelijke waarnemingen te ordenen



zodat kan worden nagegaan hoeveel van hen correct worden geplaatst in een van de groepen op basis van de geselecteerde variabelen. Deze classificatieprocedure gebeurt op basis van een afzonderlijke lineaire combinatie van de discriminerende variabelen. Zo kan voor elke groep de waarschijnlijkheid worden berekend dat het respectievelijke individu tot die groep behoort. Het individu wordt in die groep geplaatst waarvoor de waarschijnlijkheid het grootst is.

Aangezien de discriminantfuncties kunnen beschouwd worden als assen van een geometrische ruimte, kunnen deze gebruikt worden om de ruimtelijke relatie tussen groepen te bestuderen. Het groepscentroïd is dan de meest typische locatie van elk individu van een bepaalde groep in de discriminantruimte.

Voor een gedetailleerde mathematische achtergrond van deze test wordt verwezen naar Klecka (1980).

## 2.11. Software

De statistische verwerking werd gedeeltelijk uitgevoerd op het Centraal Digitaal Rekencentrum van de R.U.G.. Het betreft de toepassing van verschillende routines uit het SPSS-pakket, Twinspan (geïmplementeerd door M. Hermy) en DCA. Ander software voor statistische (STATPACK, eigen programmatie) en grafische (HPG, eigen programmatie) verwerking werden geïmplementeerd op een PC/AT en op een HEWLETT PACKARD 9828 en 9826 PC.



## DEEL II : Beschrijving van de abiotische Omgeving



### 3. ABIOTISCHE OMGEVINGSFACTOREN

#### 3.1. Topografie

De Voordelta wordt gekenmerkt door een heterogeen patroon van uitgestrekte bankgebieden, die op enkele plaatsen tijdens laagwater kunnen droogvalllen (Ooster, Hinder, Banjaard, Noordland, Hompels en Raan), een vijftal hoofdgeulen (Brouwerhavensche gat, Westgat, Roompot, Grote Roompot, Scheur) en een aantal secundaire geulen.

De helft van de bemonsterde stations bevindt zich op één van de ondiepe platen. Deze zijn, van zuid naar noord, de stations 3, 11, 18, 28, 31, 37, 39, 45, 54 en 63. Station 24 en station 25 zijn twee diepere, op de rand van deze platen gelegen, stations. De overige stations (1, 26, 32, 43, 46, 55, 65 en 67) bevinden zich steeds in één van de hoofdgeulen. Tabel 3.1. toont de stationsdiepten, gemeten ten opzichte van het N.A.P.. De diepte varieert tussen 3 en 30.2 m.

#### 3.2. Hydrodynamiek

Dit heterogeen bodempatroon van banken en geulen is gekoppeld aan sterke getijdenstromingen. De hoogste stroomsnelheden worden waargenomen in de Westerscheldegeul (station 65 en station 67; zie Tabel 3.1. en Fig.3.1.). De maximale stroomsnelheid bedraagt hier respectievelijk 102 en 120 cm/s. In deze stations worden echter ook de grootste verschillen in stroomsnelheden waargenomen; het verschil tussen de minimale en de maximale stroomsnelheid bedraagt hier respectievelijk 98 en 115 cm/s (Tabel 3.1.).

Ook station 43, dat gelegen is tegen de stormvloedkering van de Oosterscheldemonding, wordt gekenmerkt door hoge stroomsnelheden (tot 91 cm/s; Fig. 3.1.) en grote verschillen in stroomsnelheid ( $V_{\max} - V_{\min} = 85$  cm/s; Tabel 3.1.).

In de overige stations, waaronder nog enkele diepe stations en alle ondiepe stations, bedraagt de maximale stroomsnelheid nooit meer dan 66 cm/s (Fig.3.1.). Niet alleen de kracht van de stromingen maar ook de verschillen zijn hier minder uitgesproken (24 tot 59 cm/s) (Tabel 3.1.).

De orbitaalsnelheid, die een maat is voor de snelheid van het water op de bodem als gevolg van de golfslag, is het hoogst in de meest ondiepe



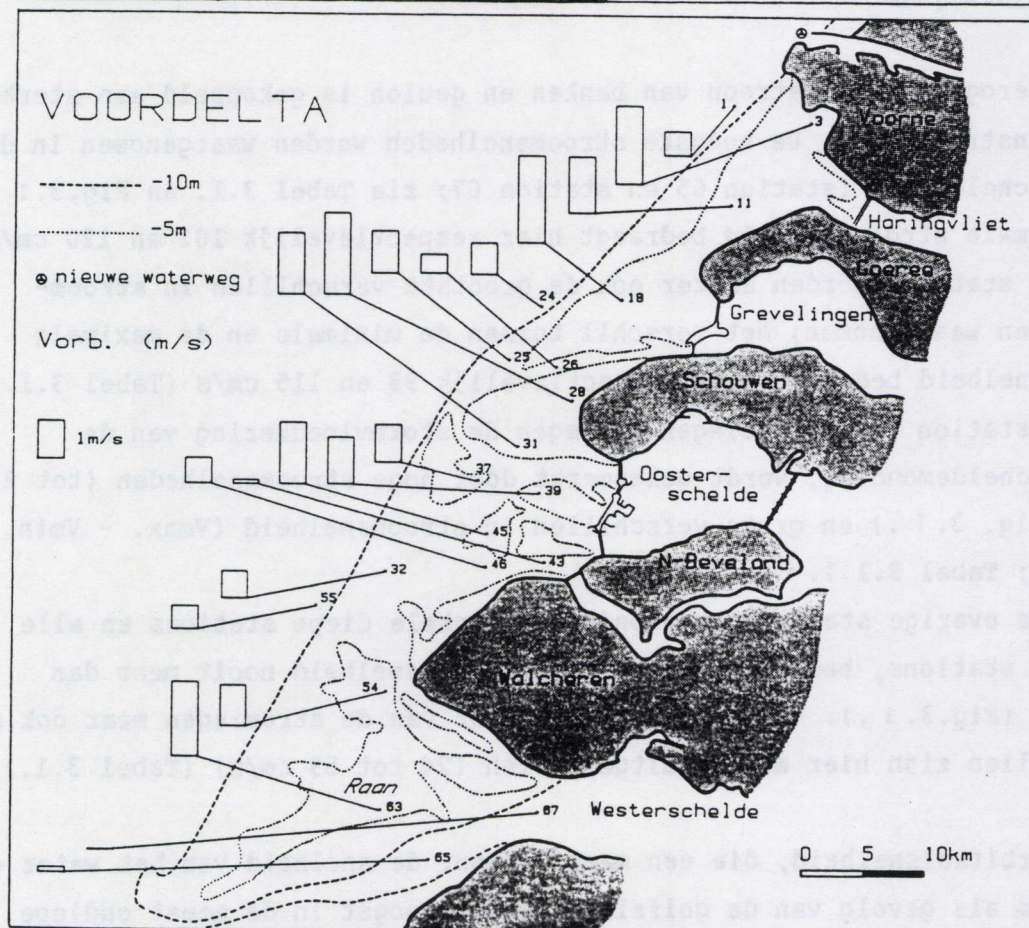
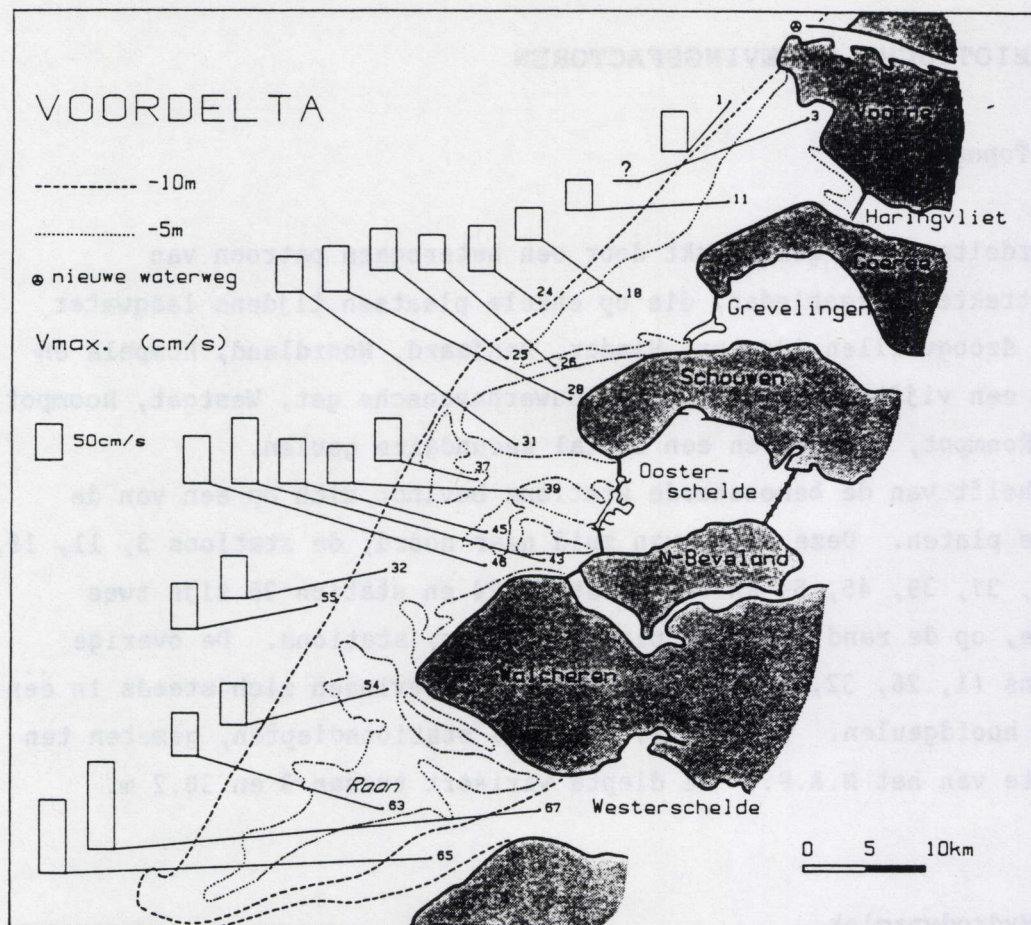


Fig.3.1. en Fig.3.2.: De maximale stroomsnelheid (1: Vmax.; cm/s) en de orbitaal-snelheid (2: Vorb.; m/s) in de Voordelta (= jaargemiddelden)



st	Vmax.	Vmin.	$\Delta V$	Vorb.	diepte		
					camp1	camp2	camp3
1	55	6	49	0.62	12.8	12.7	14.2
3	-	-	-	2.01	1.8	3.0	3.0
11	42	7	35	1.47	2.6	3.4	5.8
18	45	16	29	2.26	3.0	14.7	4.6
24	63	14	49	0.80	12.0	14.7	18.2
25	58	17	41	1.07	10.0	10.2	10.8
26	49	20	29	0.48	11.5	13.0	10.5
28	63	4	59	2.08	-	8.9	3.0
31	49	15	34	1.56	5.0	5.5	4.0
32	58	30	28	0.71	15.4	16.6	14.4
37	59	18	41	0.99	11.2	6.2	10.4
39	52	28	24	1.24	6.5	6.3	5.2
43	91	6	85	0.11	12.0	16.2	12.5
45	62	22	40	1.62	6.5	8.2	6.4
46	66	11	55	0.68	11.5	12.0	11.7
54	57	29	28	1.07	6.5	6.0	8.4
55	63	26	37	0.60	17.5	17.2	16.4
63	59	13	46	1.94	10.4	10.0	5.0
65	102	4	98	0.14	18.1	17.8	16.5
67	120	5	115	0.00	30.2	28.2	29.9

Tabel 3.1.: De hydrodynamische parameters (Vmax. = maximale stroomsnelheid (cm/s); Vmin. = minimale stroomsnelheid (cm/s);  $\Delta V$  = het verschil tussen Vmin. en Vmax.; Vorb. = orbitaalsnelheid (m/s)) als jaargemiddelden per station, en de stationsdiepte (m) per station en per campagne.

stations (Fig.3.2.). Op de platen varieert deze snelheid tussen 0.99 en 2.26 m/s, in tegenstelling tot de geulen waar de orbitaalsnelheid steeds minder dan 0.80 m/s bedraagt (Tabel 3.1.). In de Westerscheldegeul is het effect van de orbitaalsnelheid minimaal (0 tot 0.14 m/s) (Fig.3.2.).

De stations, die op hydrodynamisch vlak het minst verstoord zijn - noch door stromingen, noch door golven - zijn steeds diepe stations (1, 24, 26, 32, 46 en 55; Tabel 3.1.).



### 3.3. Sediment

De zandfractie van het sediment bestaat steeds uit fijn tot medium zand (Tabel 3.2.). De mediane korrelgrootte varieert tussen 0.140 tot 0.370 mm. De fijnste zanden ( $< 0.200$  mm) worden aangetroffen in het noorden van de Voordelta, tot en met het Brouwerhavensche gat (de stations 1, 3, 11, 18 en 26), en in station 32 in de Oosterscheldegeul (Fig.3.3.). Medium zand ( $> 0.250$  mm) wordt aangetroffen in station 65 van de Westerscheldemonding, station 37 en station 45, aan de rand van de

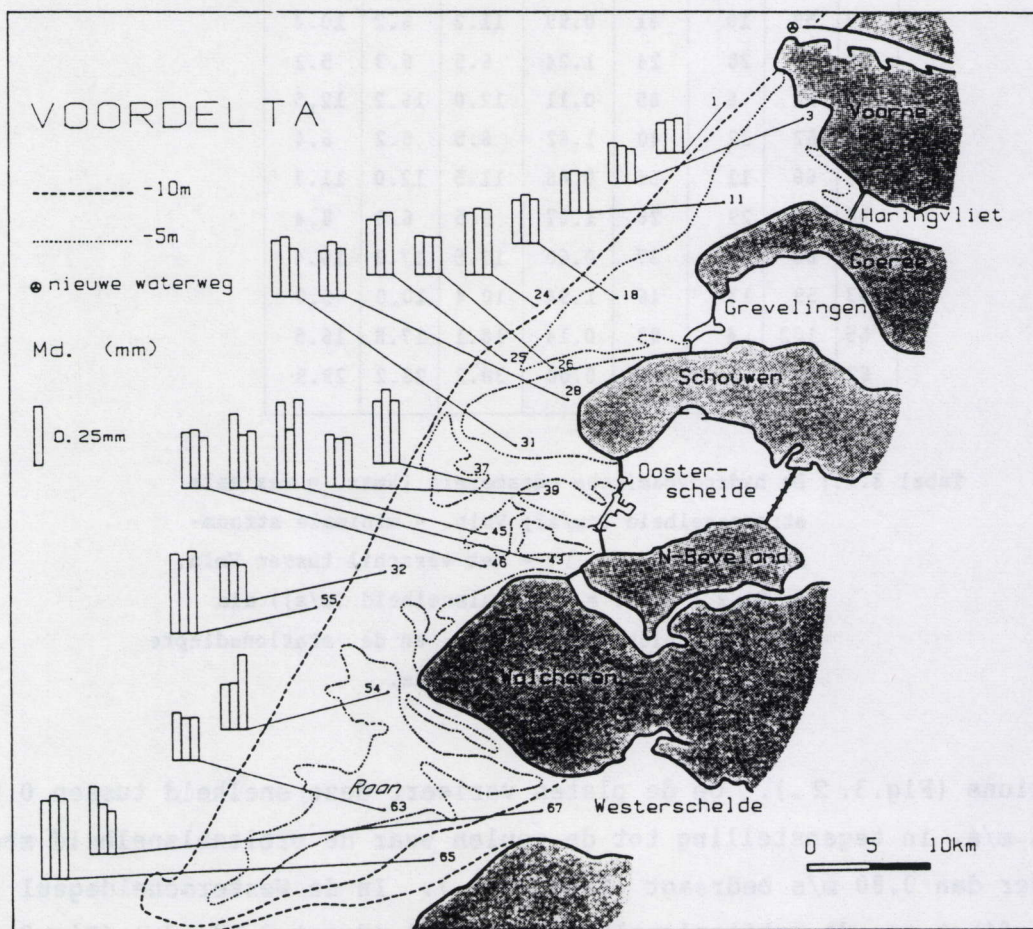


Fig.3.3.: De mediane korrelgrootte (Md.; mm) in de Voordelta tijdens (in volgorde) het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85.



Oosterscheldegeul, en station 55 in de zeewaartse uitloper van de Oosterscheldegeul (Fig.3.3.).

De slibgehalten zijn meestal laag (Tabel 3.3.). De grootste slibfracties worden aangetroffen in de geulen, waarbij er slechts één station is dat altijd gekenmerkt wordt door een slibfractie van meer dan 5 % (station 1 in het noorden met 9 tot 20 % slib : Fig.3.4.). De stations van de Westerscheldegeul zijn slechts tijdelijk (1 of 2 campagnes) gekenmerkt door grote slibfracties (respectievelijk 1 tot 9 en 1 tot 66 %). In station 26 van de Grevelingengeul, en in station 32 ter hoogte van de Oosterscheldemonding bedraagt de slibfractie respectievelijk 3 tot 8 % en 2 tot 18 % . In de overige Oosterscheldegeulstations (43, 46, 55) wordt naargelang de campagne een maximale

st.	mediane phi waarde			mediane korrelgrootte (mm)				
	camp1	camp2	camp3	camp1	camp2	camp3	gem.	S.D.
1	2.950	2.829	2.753	0.129	0.141	0.148	0.139	0.010
3	2.572	2.669	2.803	0.168	0.157	0.143	0.156	0.015
11	2.553	2.494	2.554	0.170	0.170	0.178	0.173	0.005
18	2.448	2.289	2.424	0.183	0.205	0.186	0.191	0.030
24	1.940	1.846	1.867	0.261	0.278	0.274	0.271	0.010
25	2.100	2.024	1.940	0.233	0.246	0.261	0.246	0.030
26	2.619	2.666	2.679	0.163	0.158	0.156	0.159	0.001
28	2.372	2.121	2.305	0.193	0.230	0.202	0.208	0.020
31	2.073	1.975	2.293	0.238	0.254	0.204	0.232	0.026
32	2.608	2.607	2.695	0.164	0.164	0.154	0.160	0.006
37	1.929	1.676	1.911	0.263	0.313	0.266	0.280	0.026
39	2.195	2.330	2.289	0.218	0.199	0.205	0.207	0.011
43	1.690	2.179	2.076	0.310	0.221	0.237	0.256	0.047
45	1.487	2.055	1.446	0.357	0.241	0.367	0.321	0.072
46	2.100	2.038	2.253	0.233	0.243	0.210	0.228	0.015
54	2.389	2.350	1.670	0.191	0.196	0.314	0.233	0.060
55	1.597	1.701	1.543	0.331	0.308	0.343	0.327	0.015
63	2.300	2.477	2.459	0.203	0.180	0.182	0.188	0.011
65	1.619	1.523	1.575	0.327	0.348	0.336	0.337	0.009
67	1.818	2.249	2.468	0.284	0.210	0.181	0.225	0.051

Tabel 3.2.: Mediane  $\phi$  waarde (per campagne) en Mediane korrelgrootte (in mm) (per campagne, gemiddeld over de 3 campagnes (gem.) en de standaarddeviatie (S.D.)). (camp1 = najaar '84; camp2 = voorjaar '85 en camp3 = najaar '85)



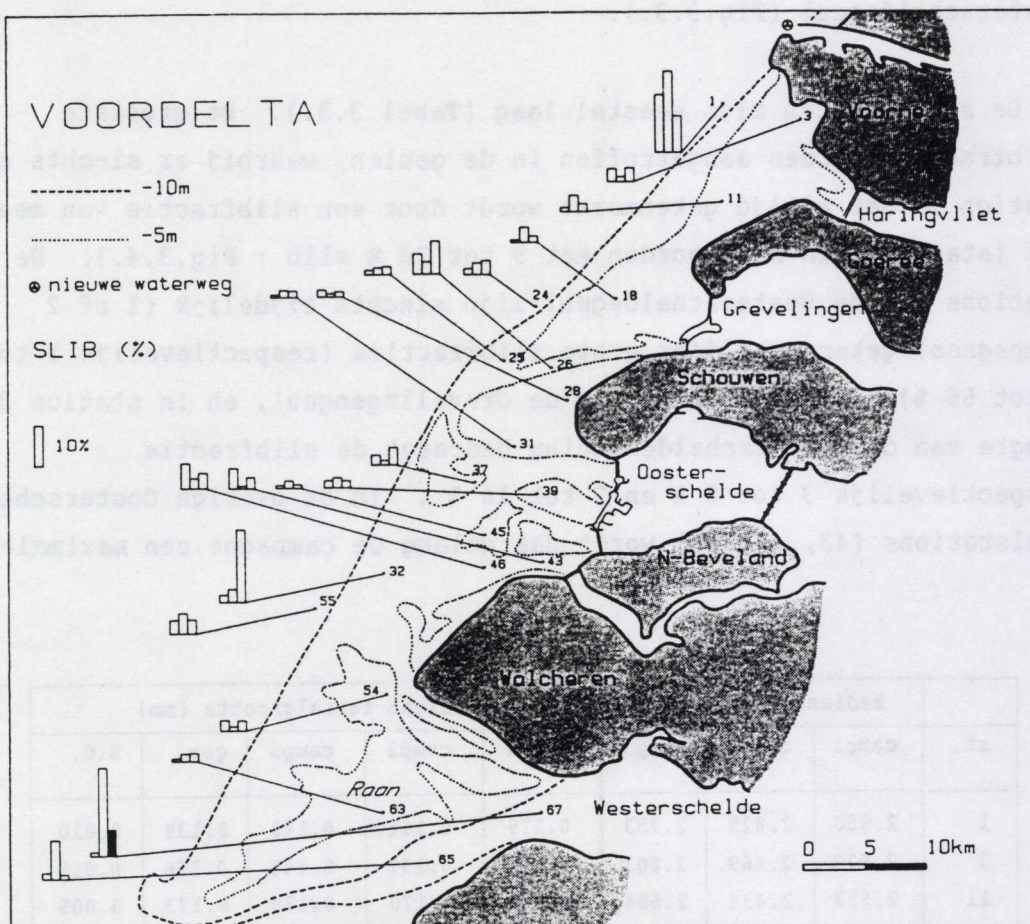


Fig.3.4.: De slibfractie (%) in de Voordelta tijdens (in volgorde) het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85 (de volle staaf (station 67) geeft de gemeten waarde  $\times 10^{-1}$ ).

slibfractie van 5 tot 7 % aangetroffen. In de ondiepe stations bedraagt de slibfractie steeds minder dan 5 % (Fig.3.4.).

Terwindt (1967) geeft aan dat voor het Nederlandse Deltagebied onderscheid moet gemaakt worden tussen zee- en rivierslib, waarbij de Ooster- en de Westerscheldebodem voornamelijk zeeslib bevatten, terwijl in de overige estuariamondingen, zoals de Nieuwe Waterweg en de Haringvliet voornamelijk rivierslib wordt aangetroffen.

De sortering van het sediment is meestal zeer goed ( $< 0.35 \phi$ ) (Tabel 3.3.); slechts uitzonderlijk worden goed tot matig gesorteerde sedimenten ( $0.35 > \phi > 0.88$ ) aangetroffen. Deze zijn aanwezig in de stations 37, 45, 55 en 65, en in mindere mate in station 46 en station 54 (Fig.3.5.).



st.	sortering - phi					slibfractie (%)				
	camp1	camp2	camp3	gem.	S.D.	camp1	camp2	camp3	gem.	S.D.
1	0.326	0.441	0.252	0.339	0.095	14.43	20.10	9.21	14.58	5.40
3	0.280	0.332	0.180	0.264	0.076	3.27	1.30	3.49	2.68	1.21
11	0.405	0.432	0.315	0.384	0.060	1.08	4.06	2.02	2.38	1.53
18	0.220	0.278	0.191	0.229	0.045	0.65	3.70	1.60	1.98	1.56
24	0.382	0.361	0.306	0.346	0.036	1.54	2.89	3.43	2.62	0.98
25	0.335	0.312	0.270	0.305	0.030	1.16	1.74	2.04	1.64	0.44
26	0.303	0.306	0.204	0.272	0.060	4.91	3.02	7.96	5.29	2.40
28	0.286	0.386	0.281	0.317	0.060	1.75	0.88	1.34	1.32	0.40
31	0.314	0.325	0.264	0.301	0.032	0.66	1.77	1.59	1.34	0.58
32	0.320	0.347	0.231	0.299	0.062	1.87	3.29	17.81	7.65	8.80*
37	0.407	0.740	0.329	0.492	0.210*	2.48	1.20	4.39	2.69	1.60*
39	0.286	0.334	0.278	0.299	0.026	1.85	2.57	1.80	2.07	0.01
43	0.254	0.327	0.279	0.286	0.040	5.06	0.67	2.82	2.85	2.20*
45	0.548	0.336	0.313	0.399	0.130*	0.77	1.90	0.92	1.19	0.60
46	0.340	0.508	0.161	0.336	0.175*	6.31	2.64	3.95	4.30	1.87
54	0.334	0.326	0.565	0.408	0.130*	2.71	1.15	2.64	2.16	0.89
55	0.889	0.611	0.377	0.625	0.255*	3.36	5.06	3.53	3.00	0.95
63	0.240	0.205	0.153	0.199	0.045	0.76	1.93	2.11	1.60	0.70
65	0.472	0.834	0.375	0.560	0.241*	1.68	9.93	1.28	4.29	4.85*
67	0.400	0.261	0.285	0.315	0.075	1.05	21.40	66.20	29.55	33.33*

Tabel 3.3.: Sortering ( $\phi$ ) en slibfractie (%) (per campagne, gemiddeld over de 3 campagnes (gem.) en de standaarddeviatie (S.D.)) (\* = stations met een grote standaarddeviatie op de gemiddelde sortering of de gemiddelde slibfractie, = stations met een onstabiele sedimentsamenstelling).

Deze stations zijn verder nog gekenmerkt door de grootste grintfracties (van 1 tot 10 %) (Fig.3.6. en Tabel 3.4.). In station 11 en station 67 bedraagt de grintfractie ook meer dan 1 %, in tegenstelling tot alle overige stations waar de grintfractie varieert tussen 0 en 1 % (Fig.3.6.).

De meeste granulometrische parameters zijn onderling gecorreleerd (zie Tabel 3.5. en 3.6.). Fijn zand wordt dikwijls gekenmerkt door een zeer goede sortering, een kleine grintfractie en een grote slibfractie, terwijl medium zand gecorreleerd is met een grotere grintfractie en een minder goede sortering.



st.	grintfractie (%)					scheefheid (p)		
	camp1	camp2	camp3	gem.	S.E.	camp1	camp2	camp3
1	0.39	0.14	0.15	0.22	0.14	-0.024	0.002	0.005
3	0.36	1.52	0.81	0.89	0.55	0.028	0.027	-0.000
11	0.18	6.58	0.16	2.30	3.69	0.000	-0.039	0.022
18	0.00	0.22	0.84	0.35	0.10	-0.010	0.015	-0.004
24	0.16	0.00	0.41	0.19	0.20	0.022	-0.000	0.054
25	0.04	0.10	0.02	0.05	0.42	-0.020	0.024	0.033
26	0.39	0.26	1.09	0.58	0.40	0.044	-0.020	-0.005
28	0.00	0.98	0.46	0.48	0.50	-0.027	0.002	-0.048
31	0.30	0.00	0.09	0.13	0.15	-0.028	0.018	-0.030
32	0.03	0.00	0.35	0.12	0.19	0.035	0.037	-0.008
37	1.47	4.06	5.78	3.77	2.16	0.056	-0.299	0.070
39	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	-0.010	0.040	-0.013
43	0.30	0.00	0.03	0.11	0.16	-0.019	0.020	-0.038
45	5.16	0.66	2.37	2.73	2.27	-0.055	-0.021	-0.041
46	1.70	1.19	1.25	1.38	0.28	0.019	-0.028	-0.001
54	0.00	0.67	10.89	3.85	6.10	0.029	0.026	0.182
55	1.24	2.07	1.87	1.72	0.47	-0.427	-0.089	-0.081
63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.018	-0.003	0.002
65	0.69	4.55	2.12	2.45	1.92	0.007	-0.027	-0.017
67	2.44	0.14	0.04	0.87	1.34	0.027	0.009	-0.010

Tabel 3.4.: Grintfractie (per campagne, gemiddeld over de drie campagnes (gem.) en de standaarddeviatie (S.D.)), en de scheefheidscoëfficiënt (per campagne).

### 3.4. Stabiliteit van het sediment

Zowel de samenstelling van het sediment, als de stabiliteit van de bodem worden bepaald door de grootte en de continuïteit van de heersende hydrodynamische krachten. Zo worden grote slibfracties (> 3 %) bijna nooit aangetroffen op de platen (Fig.3.4.). Erosie en transport van fijne slibdeeltjes worden hier gecontroleerd door de kracht van de waterbeweging, veroorzaakt door de golfslag (Creutzberg en Postma, 1979). De orbitaalsnelheid is hoog significant gecorreleerd met de diepte en met de slibfractie, zodat op de ondiepe platen de bezinking van fijne slibdeeltjes grotendeels verhinderd wordt door de golfwerking. De bodemerosie wordt zelfs bevorderd door oscillerende waterbewegingen (Creutzberg en Postma, 1979). In de bemonsterde stations van de



	najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)		najaar '85 (n = 20)		3 campagnes (n = 60)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
Md.(Ø)-Sort.	-0.534	0.008	-0.388	0.045	-0.696	0.001	-0.492	0.001
-Grint	-0.487	0.015	-		-0.520	0.009	-0.413	0.001
-Slib	-		-		0.500	0.012	0.275	0.017
-diepte	-		-		-		-0.284	0.014
Sort. -Grint	0.670	0.001	0.606	0.002	0.476	0.017	0.488	0.001
-Diepte	0.429	0.029	-		-		0.290	0.012
Slib -Diepte	-		0.416	0.034	-		0.362	0.002
Grint -Diepte	0.424	0.031	-		-		-	

Tabel 3.5.: Significante ( $p \leq 0.05$ ) Spearman rank-correlatie-coëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte), per campagne en over de drie campagnes samen ( $p$  = significantie).

gem. (n = 20)			
		$r_s$	p
Sort.(Ø)	- Chl a	-0.423	0.031
Md.(mm)	- Vmax.	0.555	0.007
Slib	- Chl a	-0.541	0.007
	- Vorb.	-0.784	0.001
Chl a	- Vorb.	0.541	0.007
	- Vmax.	-0.450	0.027
	- Diepte	-0.631	0.001
Vorb.	- Vmax.	-0.529	0.010
	- Diepte	-0.881	0.001
Vmax.	- Diepte	0.643	0.001

Tabel 3.6.: Significante ( $p \leq 0.05$ ) Spearman rank-correlatie-coëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de gemiddelde abiotische omgevingsfactoren (sediment, hydrodynamiek en waterkwaliteit) ( $p$  = significantie).



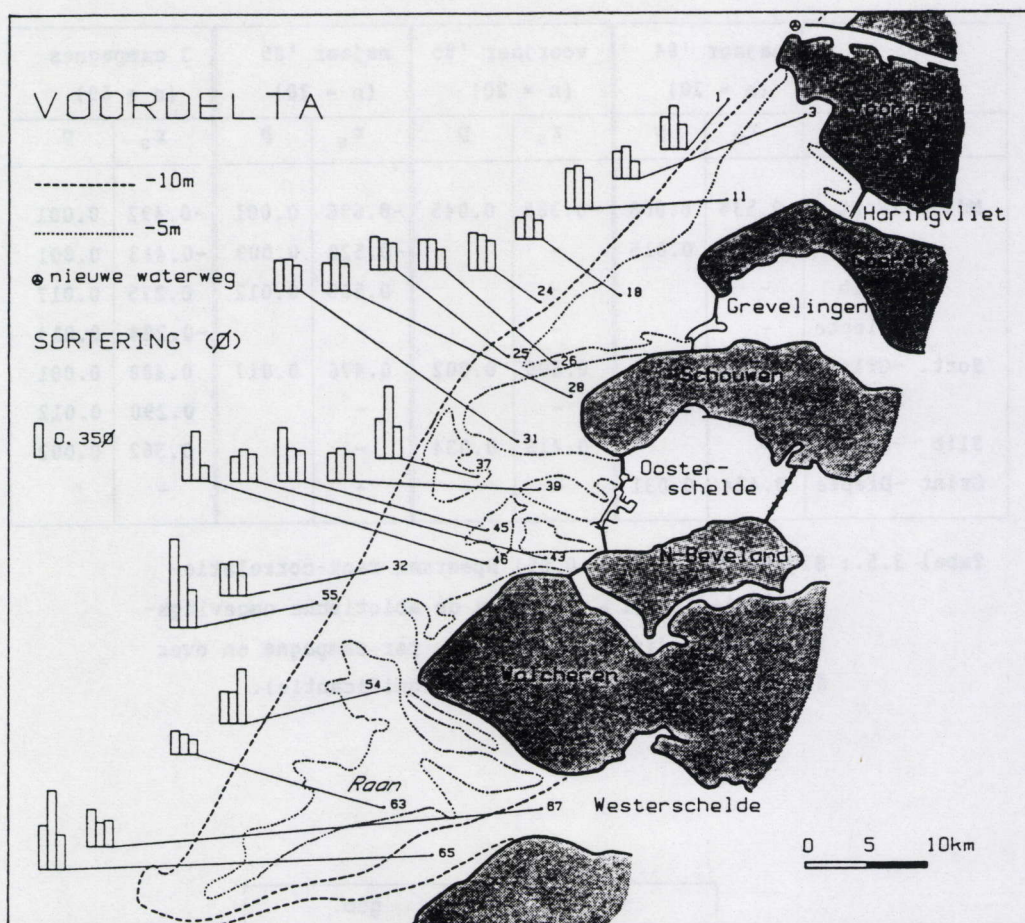


Fig.3.5.: De sortering ( $\phi$ ) in de Voordelta tijdens (in volgorde) het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85.

Voordelta treedt er geen erosie op (Van Dijke en Buys, 1987; DGW Middelburg) zodat de sedimentsamenstelling van de ondiepe stations meestal stabiel is, op uitzondering van twee stations (37 en 45) die zich aan de rand van de Oosterscheldegeul bevinden. Deze stations worden gekenmerkt door een onstabiele sortering van het sediment (Tabel 3.3. en Fig.3.5.).

McCave (1973) stelt dat het effect van stormgolven in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee te verwaarlozen is op meer dan 30 meter diepte. De grens van de slibafzetting is rond deze isobath gelegen. Volgens Creutzberg en Postma (1979) zal de bezinking van slib niet meer door de golfslag worden gehinderd vanaf 20 tot 25 meter diepte. De grootste slibfracties ( $> 5\%$ ) in de Voordelta worden dan ook teruggevonden in de diepere geulstations (Fig.3.4.).



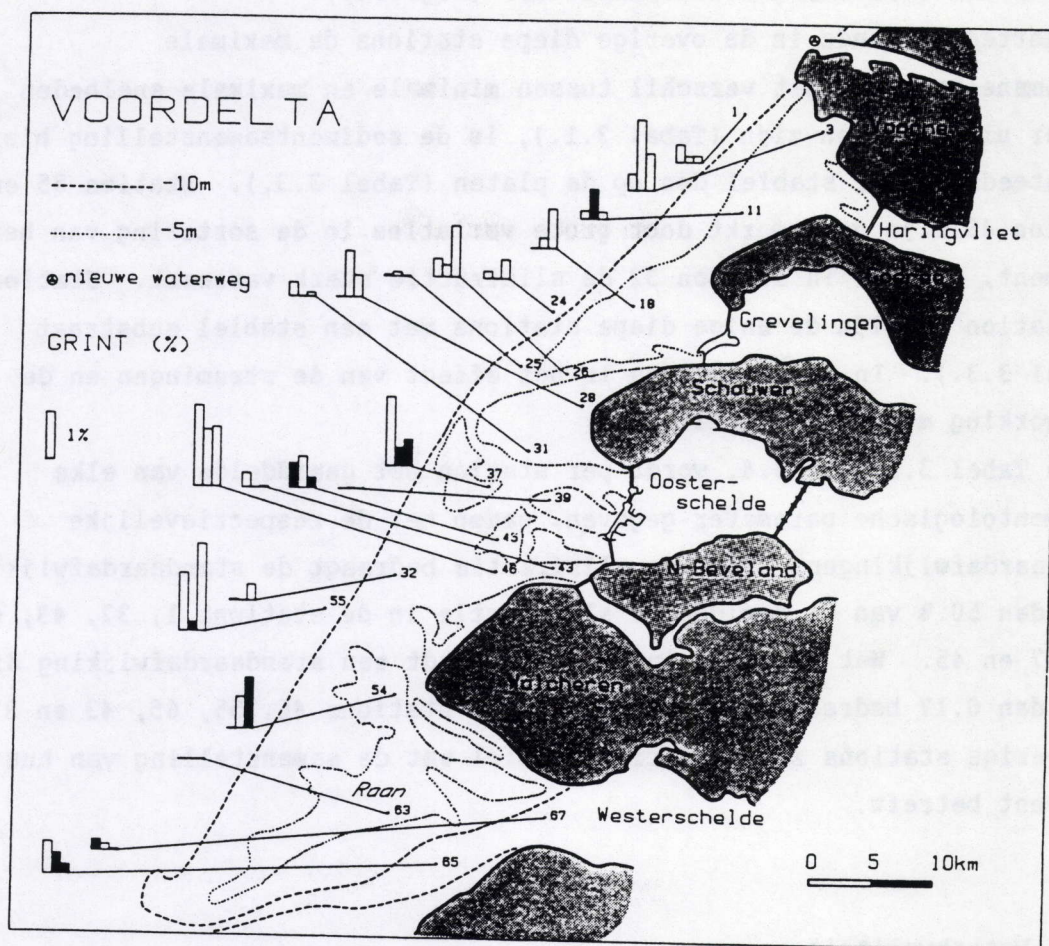


Fig.3.6.: De grintfractie (%) in de Voordelta tijdens (in volgorde) het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85. (de volle staven geven de gemeten waarden  $\times 10^{-1}$ ).

Ook worden de sterkste stromingen ( $> 90$  cm/s) en de grootste stromingsverschillen ( $> 80$  cm/s) waargenomen in de geulen (Tabel 3.1.). In de Voordelta is de maximale stroomsnelheid hoog significant gecorreleerd met de diepte (Tabel 3.5.). De sterk fluctuerende stromingssnelheden in de Westerscheldegeul zijn geassocieerd met tijdelijke slibaccumulaties (Fig.3.4.). Door de sterkere stromingen (102 tot 120 cm/s) kunnen grote hoeveelheden slib worden getransporteerd. Op het moment dat de stroomsnelheid afneemt tot beneden een bepaalde kritische waarde, wordt het slib op de bodem afgezet (Creutzberg, 1984). Daardoor kunnen vooral in de monding ( $V_{min.} = 4$  tot 5 cm/s) slib en detritus tijdelijk bezinken (Bastin, 1974; Wollast, 1976). In de Oosterscheldemonding (station 43) worden ook nog grote stromings-



fluctuaties waargenomen (Tabel 3.1.) maar deze gaan minder uitgesproken gepaard met tijdelijke slibaccumulaties (Fig.3.4.).

Niettegenstaande in de overige diepe stations de maximale stroomsnelheden en het verschil tussen minimale en maximale snelheden minder uitgesproken zijn (Tabel 3.1.), is de sedimentsamenstelling hier nog steeds minder stabiel dan op de platen (Tabel 3.3.). Station 55 en station 46 zijn gekenmerkt door grote variaties in de sortering van het sediment, terwijl in station 32 de slibfractie sterk varieert. Station 1 en station 26 zijn de enige diepe stations met een stabiel substraat (Tabel 3.3.). In deze stations is het effect van de stromingen en de golfwerking minimaal (Tabel 3.1.).

In Tabel 3.2. tot 3.4. wordt per station het gemiddelde van elke sedimentologische parameter gegeven, samen met de respectievelijke standaardafwijkingen. Voor de slibfractie bedraagt de standaardafwijking meer dan 50 % van de gemiddelde slibfractie in de stations 1, 32, 43, 65, 67, 37 en 45. Wat de sortering betreft wordt een standaardafwijking die meer dan 0.17 bedraagt aangetroffen in de stations 46, 55, 65, 43 en 37. De overige stations zijn relatief stabiel wat de samenstelling van hun sediment betreft.

### 3.5. Waterkwaliteit

#### 3.5.1. Zwevend stofgehalte

Erder werd reeds vermeld dat slib onder invloed van hydrodynamische krachten wordt getransporteerd via de waterkolom. De hoeveelheid fijn materiaal in suspensie wordt uitgedrukt als het zwevende stofgehalte. Het zwevende stofgehalte is meestal niet stabiel voor een bepaald gebied, maar kan sterk variëren naargelang de weersomstandigheden. Het is een maat voor de lichtdoorlaatbaarheid van de waterkolom wat belangrijk is voor de verticale en horizontale verspreiding van het fytoplankton (zie ook verder).

De hoogste zwevende stofgehaltenes (270 - 650 mg/l) worden aangetroffen in de Westerscheldemonding (station 65 en station 67) en vooral op de Vlake van de Raan (station 54 en station 63) (Tabel 3.7. en Fig.3.7.). Dit kan in verband gebracht worden met de slibaccumulaties, die optreden vóór de Westerscheldemonding, en met de noordwaarts gerichte reststroom, die evenwijdig verloopt met de Nederlandse kust. In de overige



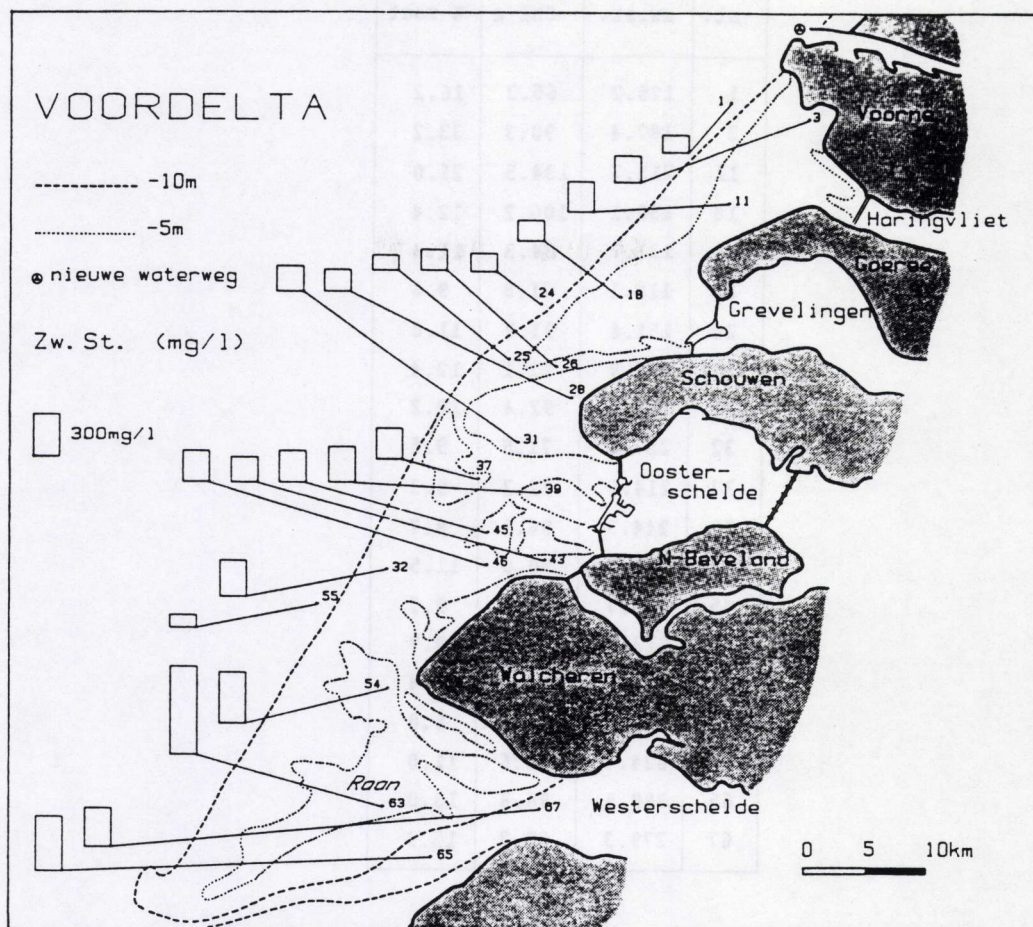


Fig.3.7.: Het zwevende stofgehalte (zw.st.; mg/l) in de Voordelta  
(= jaargemiddelden)

Voordeltastations varieert het zwevend stofgehalte tussen 90 en 270 mg per liter (Tabel 3.7.).

### 3.5.2. Chlorofyl a

Chlorofyl a is een primair fotosynthetisch pigment, dat gebruikt wordt als maat voor de biomassa van fytoplanktonische organismen.

Algenpopulaties zijn niet stabiel; ze worden meestal gekenmerkt door een drietal bloeiperiodes (voorjaar, zomer en nazomer), alhoewel deze vertraagd of verhinderd kunnen worden in troebele kustwateren. Het is een maat voor de hoeveelheid voedsel voor hogere heterotrofe niveau's waaronder het meiobenthos.



st.	zw.st.	Chl a	% zoet
1	125.2	65.3	16.2
3	187.4	90.3	33.2
11	215.7	134.5	26.0
18	152.1	106.2	12.4
24	131.7	84.3	11.4
25	110.1	71.8	9.6
26	151.8	91.7	11.0
28	155.9	22.1	12.4
31	181.7	92.4	10.2
32	257.3	71.8	9.5
37	214.6	72.3	9.3
39	244.3	96.1	9.7
43	172.6	90.0	11.5
45	216.7	61.8	9.5
46	213.6	64.0	9.7
54	364.8	106.4	11.4
55	92.3	51.2	8.0
63	624.4	126.6	11.0
65	388.5	86.8	13.0
67	279.3	69.7	15.9

Tabel 3.7.: De waterkwaliteit (zw.st. = zwevende stofgehalte (mg/l); Chl a = chlorofyl a-gehalte (ug/l); % zoet = zoetwaterfractie (%)) als jaargemiddelden per station.

De hoogste chlorofyl a-waarden ( $> 100 \mu\text{g/l}$ ) worden gevonden ter hoogte van de ondiepe platen (de stations 11, 18, 28, 54 en 63) (Tabel 3.7. en Fig.3.8.). De laagste waarden ( $< 65 \mu\text{g/l}$ ) zijn geassocieerd met enkele diepere stations namelijk de stations 1, 45, 46 en 55 (Tabel 3.7. en Fig.3.8.).

In dit verband moet wel opgemerkt worden dat alleen aan het wateroppervlak gemeten chlorofyl a-waarden beschikbaar zijn (Rijks-waterstaat DGW, Den Haag). Als maat voor de beschikbare fytoplanktonische biomassa voor benthische organismen worden meestal bodemmetingen gebruikt, aangezien de in de waterkolom aanwezige hoeveelheid fytoplankton niet noodzakelijk ook op, of in de bodem aanwezig is. Dit zou echter niet gelden voor gebieden zoals de Voordelta waar onder invloed van hydrodynamische werking geen stratificatie van de



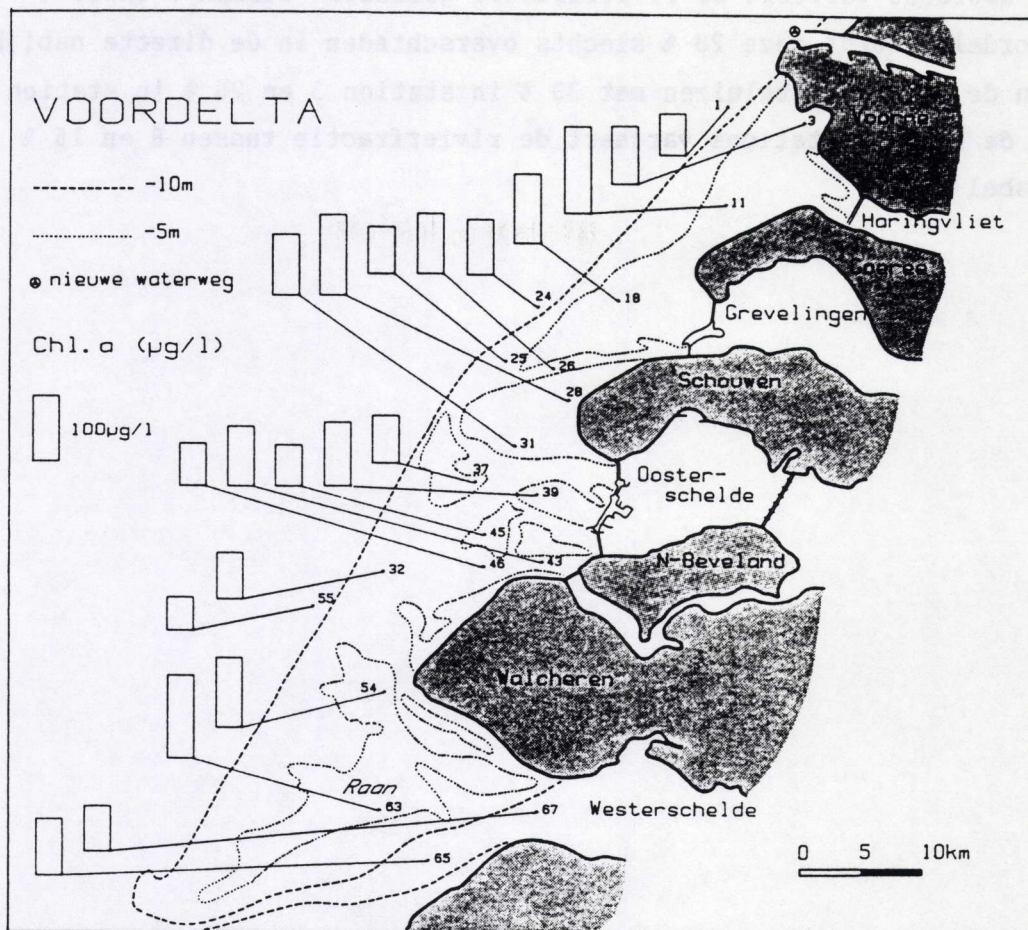


Fig.3.8.: Het chlorofyl a-gehalte (Chl a.; ug/l) in de Voordelta  
(= jaargemiddelden)

watermassa optreedt zodat kan verondersteld worden dat de waterkwaliteit aan het oppervlak niet verschilt van de waterkwaliteit op de bodem (pers.med. Van der Meer, Rijkswaterstaat DGW, Den Haag).

### 3.5.3. Saliniteit en rivierwaterfracties

Zuiver zeewater heeft een saliniteit van ca. 35 ‰. . Ter hoogte van de Voordelta wordt de saliniteit beïnvloed door de afvoer van grote rivieren, namelijk de Schelde, de Maas en de Rijn. Deze afvoeren leiden tot zeer duidelijke gradiënten loodrecht op de kust. De invloed van de rivieren strekt zich uit tot 50 km uit de kust, waarbij de ondergrens ligt rond 29 ‰. . In de directe nabijheid van het mondingsgebied van de grote rivieren kunnen lagere waarden voorkomen.



Uit de saliniteit kan het percentage rivierwater berekend worden. In de Noordzee varieert de rivierfractie gemiddeld tussen 0 en 20 % . In de Voordelta wordt deze 20 % slechts overschreden in de directe nabijheid van de Haringvlietsluizen met 33 % in station 3 en 26 % in station 11. In de overige stations varieert de rivierfractie tussen 8 en 16 % (Tabel 3.7).

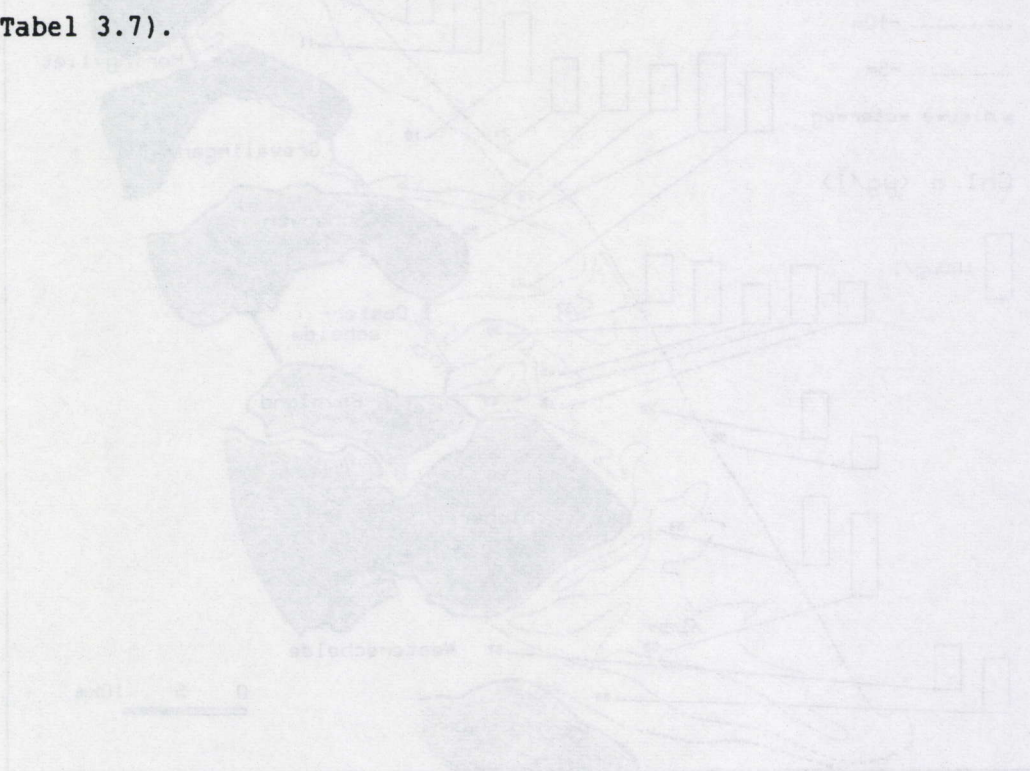


Fig. 3.1: Het saliniteits- en rivierfractie (RF) in de Voordelta (1 - 20‰)

watermassa optreedt zodat kan verondersteld worden dat de waterkwaliteit aan het oppervlak niet verschilt van de waterkwaliteit op de bodem (zie ook Van der Meer, Rijksuniversiteit DOW, Den Haag).

### 3.6.3 Saliniteit en rivierwaterfractie

Salter kennen heeft een saliniteit van ca. 35 ‰. Het bodem van de Voordelta wordt de saliniteit beïnvloed door de afvoer van grote rivieren, namelijk de Schelde, de Maas en de Rijn. Deze afvoer leidt tot een dalende gradienten toediening op de kust. De toediening van de rivieren richt zich op het 50 km uit de kust, waarbij de ondergrondse waterkwaliteit in de directe nabijheid van het mondinggebied van de grote rivieren aanzienlijk lager worden voorkomen.



**DEEL III : Beschrijving van de  
Nematodengemeenschappen**



#### 4. DENSITEITEN

##### 4.1. Resultaten

##### 4.1.1. De gemiddelde densiteit per station

In Tabel 4.1. zijn voor elk replica, voor elke staalname (= gemiddelde van replica's per station en per campagne) en voor elk station (= gemiddelde over de drie staalnamecampagnes) de densiteiten gegeven. De densiteit bedraagt per replica 30 tot 12000 nematoden per 10 cm<sup>2</sup>. Op basis van een Kruskal Wallis-test ( $K = 113.356$ ,  $n = 120$ ,  $p = 0.000$ ) kan gesteld worden dat de replica's (wat de densiteiten betreft) representatief zijn voor de aanwezige nematodenfauna. Bij de verdere analyse wordt per staalnamepunt steeds de gemiddelde densiteit over de twee replica's beschouwd.

	najaar '84			voorjaar '85			najaar '85			gem. (*)
st	A	B	gem.	A	B	gem.	A.	B.	gem.	
1	5228	5489	5358	2722	1993	2357	4400	6800	5600	4438
3	2807	2326	2566	2569	1316	1942	3265	3089	3177	2562
11	597	266	431	405	676	540	346	226	286	419
18	257	344	300	485	206	345	471	378	424	356
24	292	486	389	275	281	278	1070	1025	1047	571
25	170	181	175	352	288	320	258	263	260	252
26	12355	9783	11069	1497	1335	1416	10350	7600	8975	7153
28	250	191	220	100	116	108	273	470	371	233
31	103	123	113	220	221	220	297	355	326	219
32	2679	2157	2418	2060	3065	2562	4760	4115	4437	3139
37	133	117	125	79	96	87	116	133	124	112
39	259	344	301	336	164	250	204	370	287	279
43	299	223	261	44	56	50	177	173	175	162
45	219	173	196	38	35	36	290	319	304	179
46	1402	965	1183	42	113	77	506	420	463	574
54	202	225	213	349	310	329	267	180	223	255
55	2224	2835	2529	1355	2355	1855	145	260	202	1529
63	177	296	236	234	227	230	113	164	138	201
65	80	90	85	574	455	514	39	35	37	212
67	142	271	206	1280	1975	1627	2730	2780	2755	1529

Tabel 4.1.: Nematodendensiteiten (N/10 cm<sup>2</sup>) per replica (A en B), per staalnamepunt (gem.) en per station (gem. (\*)).



		groep 1	groep 2	groep 3
		1 3 26 32	11 18 24 55 46 67	25 28 31 37 39 43 45 54 63 65
groep 1	1	.	.	*
	3	.	.	*
	26	.	.	*
	32	.	.	*
groep 2	11	.	.	*
	18	.	.	*
	24	.	.	*
	55	.	.	*
	46	.	.	*
	67	.	.	*
groep 3	25	.	.	.
	2	.	.	.
	31	.	.	.
	37	.	.	.
	39	.	.	.
	43	.	.	.
	45	.	.	.
	54	.	.	.
	63	.	.	.
	65	.	.	.

Tabel 4.2.: Multiële vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de gemiddelde densiteiten (\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ).

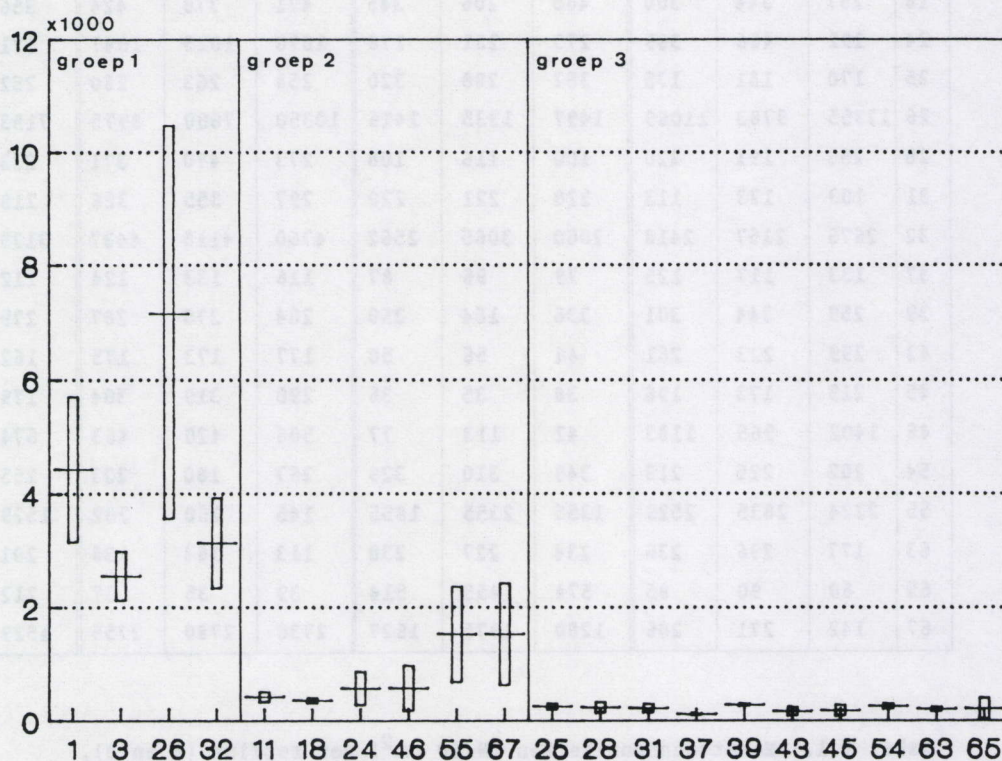


Fig 4.1.: Gemiddelde densiteit ( $\pm$  S.F.) per station. De stations zijn gegroepeerd op basis van hun gemiddelde densiteit en S.F. :

- groep 1 : 2561 tot 7153 N/10 cm<sup>2</sup>
- groep 2 : 356 tot 1529 N/10 cm<sup>2</sup>
- groep 3 : 112 tot 279 N/10 cm<sup>2</sup>



Verder verschillen ook de 20 stations op basis van hun gemiddelde densiteiten ( $K = 39.497$ ,  $n = 60$ ,  $p = 0.004$ ). Op basis van een a posteriori test (Tabel 4.2.) worden de stations onderverdeeld in drie groepen : groep 1 (de stations 1, 3, 26 en 32), gekenmerkt door de hoogste densiteiten (van 1400 tot 11000 N/10 cm<sup>2</sup>), is significant verschillend van groep 3 (de stations 25, 28, 31, 37, 39, 43, 45, 54, 63 en 65), waar de densiteit steeds minder dan 500 nematoden per 10 cm<sup>2</sup> bedraagt (Fig.4.1.). Geen enkel station van groep 2 (de stations 11, 18, 24, 46, 55 en 67) is significant verschillend van alle stations van groep 1, noch van alle stations van groep 3. De meeste stations van deze groep zijn gekenmerkt door relatief grote densiteitsschommelingen (77 tot 1200 N/10 cm<sup>2</sup> met een standaardfout (S.F.) die meestal groter is dan 50 % van de gemiddelde densiteit) (Fig.4.1.).

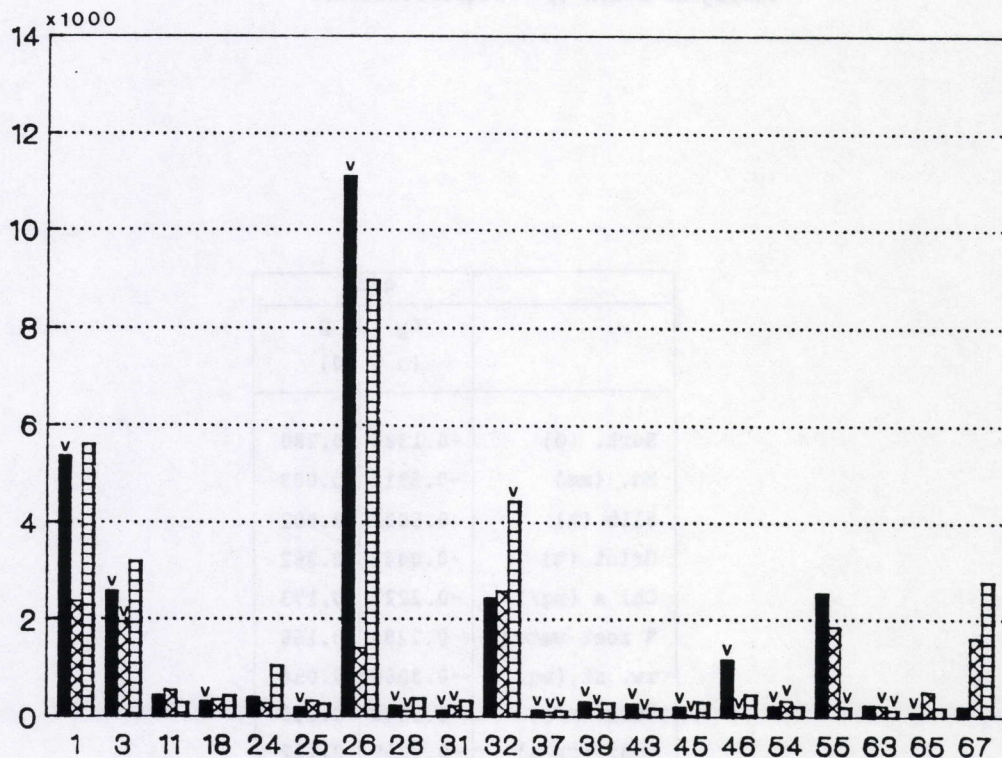


Fig.4.2.: Nematodendensiteiten (N/10 cm<sup>2</sup>) per campagne en per station (■ najaar '84; ▨ voorjaar '85; □ najaar '85)  
(v = stations bemonsterd met een Van Veen-grijper.  
De overige stations zijn bemonsterd met een Boxcorer).

#### 4.1.2. Temporele variabiliteit

In zeven van de 20 stations (1, 24, 26, 28, 43, 45, 46) zijn de densiteiten hoger tijdens de twee najaarsperioden (2.3 tot 15.4 maal) dan tijdens het voorjaar (Fig.4.2.). In drie van de 20 stations (25, 54 en



	3 campagnes (n = 60)		najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)		najaar '85 (n = 20)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
Md. ( $\phi$ )	0.5854	0.001	0.5980	0.003	0.4900	0.014	0.652	0.001
Sort. ( $\phi$ )	-0.2655	0.020	-0.2155	0.181	-0.0076	0.487	-0.522	0.009
Slib (%)	0.5854	0.001	0.5696	0.004	0.6350	0.001	0.529	0.008
Grint (%)	-0.0198	0.440	-0.0327	0.446	0.1016	0.335	-0.171	0.230
Diepte (m)	0.1039	0.215	0.0618	0.398	0.2165	0.180	0.038	0.436

Tabel 4.3.: Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de densiteiten en de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte) per campagne en over de 3 campagnes samen (p = significantie).

	gem.	
	$r_s$	p
	(n = 20)	
Sort. ( $\phi$ )	-0.1386	0.280
Md. (mm)	-0.5912	0.003
Slib (%)	0.6082	0.002
Grint (%)	-0.0842	0.362
Chl a (mg/l)	-0.2227	0.173
% zoet water	0.2284	0.166
zw. st. (mg/l)	-0.3060	0.094
Vorb. (m/s)	-0.2640	0.130
Vmax. (cm/s)	-0.2850	0.112
Diepte (m)	0.2274	0.167

Tabel 4.4.: Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de gemiddelde densiteiten en de gemiddelde abiotische omgevingsfactoren (sediment, hydrodynamiek en waterkwaliteit) (p = significantie).



65) is de densiteit maximaal tijdens het voorjaar (Fig.4.2.). In deze stations is, met uitzondering van station 65, de temporele variabiliteit minder uitgesproken (1.5 tot 1.8 maal), dit in vergelijking tot de variabiliteit in de eerste groep. In de overige stations wordt geen seizoensgebonden variatie waargenomen.

#### 4.1.3. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

De densiteit is zowel per campagne, als over de drie staalnameperioden samen, gecorreleerd met de mediane korrelgrootte en met de slibfractie (Tabel 4.3. en 4.4.). Ook de gemiddelde densiteit per station is gecorreleerd met beide sedimentskarakteristieken. De hoogste densiteiten worden gevonden in de fijnste sedimenten met de grootste slibfractie. Verder wordt er tijdens het najaar van '85 en over de drie perioden samen, een significante correlatie gevonden tussen de densiteit en de sortering van het sediment. De hoogste densiteiten worden gevonden in de best gesorteerde sedimenten. Met de overige abiotische factoren (waterkwaliteit of hydrodynamiek) wordt er geen correlatie gevonden.

	gem.	
	K	p
Sort. ( $\phi$ )	1.929	0.381
Md. (mm)	9.451	0.009
Slib (%)	7.790	0.020
Grint (%)	0.258	0.879
Chl a (mg/l)	1.291	0.524
% zoet water	1.601	0.449
Zw.st. (mg/l)	2.065	0.356
Vorb. (m/s)	0.974	0.614
Vmax. (cm/s)	2.597	0.273
Diepte (m)	0.846	0.655
Densiteit (N/ 10 cm <sup>2</sup> )	16.000	0.000

Tabel 4.5.: Kruskal Wallis-test tussen de drie densiteitsgroepen op basis van de abiotische omgevingsfactoren (sediment, hydrodynamiek en waterkwaliteit) en op basis van de nematodendensiteiten (n = 20; p = significantie).



De drie stationsgroepen, gevormd op basis van de gemiddelde densiteit (zie hoger), verschillen ook significant in de mediane korrel en de slibfractie (Tabel 4.5.). Daar waar groep 1 op basis van de mediane korrelgrootte en de slibfractie significant verschilt van groep 3 (resp. \* en + in Fig.4.3.), is groep 1 (\*) slechts op basis van de mediane korrelgrootte significant verschillend van groep 2 (o). Groep 2 (o) en groep 3 (+) zijn voor geen enkele abiotische factor significant verschillend.

De stations van groep 1 zijn gekenmerkt door een fijn sediment (% slib : 2.7 - 14.6; Md. : 0.130 - 0.160 mm). Groep 3 bevat, met uitzondering van station 65 met 4.5 % slib, steeds stations met slibarme, fijn- tot mediumzandige substraten (% slib : 1 - 2.7; Md. : 0.180 - 0.340 mm). Groep 2 tenslotte bestaat zowel uit slibrijke als slibarme stations (2 - 30 %), met een mediane korrelgrootte die varieert tussen 0.170 en 0.340 mm.

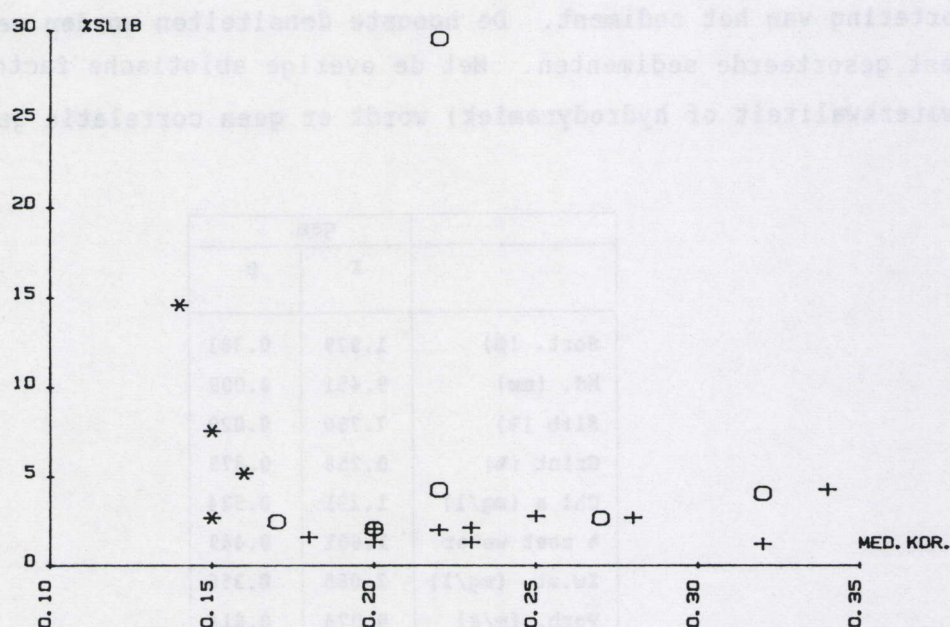


Fig.4.3.: Relatie tussen de gemiddelde mediane korrelgrootte en de gemiddelde slibfractie per station, waarbij onderscheid is gemaakt tussen de 3 densiteitsgroepen van Fig.4.1. (\* = groep 1; o = groep 2; + = groep 3)

## 4.2. Discussie

### 4.2.1. Temporele variabiliteit

De gebruikte staalnameprocedure en -frequentie laten niet toe de temporele variabiliteit van de nematodengemeenschappen in de Voordelta te



bestuderen. Verscheidene experimentele veldstudies hebben immers aangetoond dat alleen het gebruik van een Boxcorer kwantitatief betrouwbare resultaten oplevert, terwijl een Van Veen-grijper het sediment teveel verstoort (Elmgren, 1973; Heip et al., 1977). In Fig.4.2. is aangeduid welke replica's met een Van Veen-grijper zijn bemonsterd. Niettegenstaande per station geen uitgesproken effect van de bemonsteringswijze op de nematodenabundanties wordt vastgesteld, wordt hierover pas uitsluitend verkregen indien een zelfde gemeenschap op het zelfde tijdstip door middel van beide technieken wordt bemonsterd. Verder is het aantal waarnemingen in de tijd te klein (drie campagnes gespreid over anderhalf jaar) om conclusies te trekken omtrent de seizoenale variatie.

Er worden echter grote dichtheitsfluctuaties waargenomen in volgende gebieden :

- Westerscheldegeul : station 67 (13.4 x) en station 65 (6.04 x)
- Oosterscheldegebied : station 46 (15.4 x), station 45 (8.4 x) en station 43 (5.3 x).
- Grevelingengeul : station 26 (7.8x)

In de Westerscheldemonding (station 65 en station 67) zijn deze fluctuaties gecorreleerd met veranderingen in het percentage slib (respectievelijk van 1 tot 9 %, en van 1 tot 60 %) (Fig.4.4). De stations van het Oosterscheldegebied zijn gekenmerkt door relatief grote wijzigingen in de sortering van het sediment ( $S.D. > 0.13$ ) in

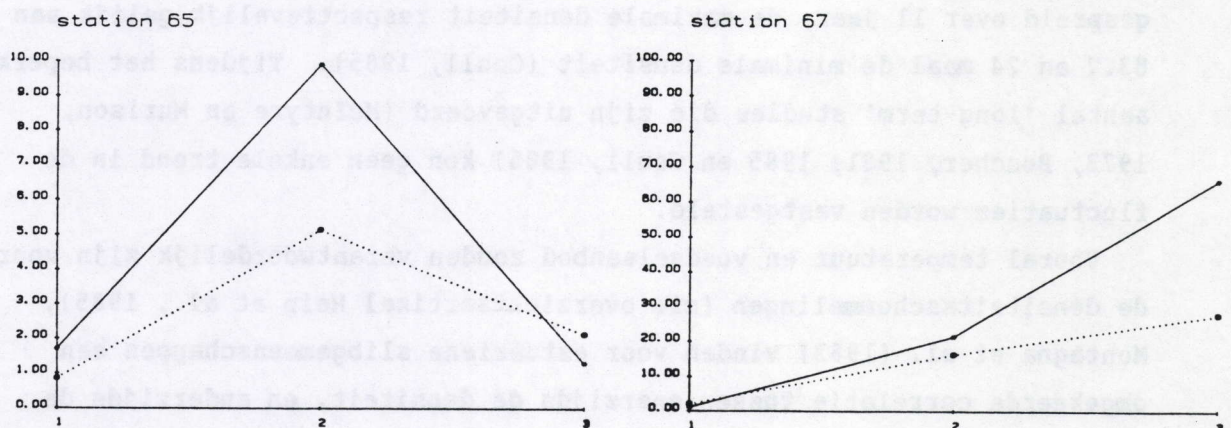


Fig.4.4.: Relatie tussen de dichtheid ( $= N/10 \text{ cm}^2/100$ ) en de slibfractie (%) in station 65 en station 67 van de Westerscheldegeul (1 = najaar '84; 2 = voorjaar '85 en 3 = najaar '85) (.... = dichtheid/100; — = slibfractie).



vergelijking tot de overige Voordeltastations. De lage densiteit in de Grevelingenmonding (station 26) tijdens het voorjaar ( $1400 \text{ N} / 10 \text{ cm}^2$ ), vergeleken met de twee najaarsperioden (resp.  $11000$  en  $8000 \text{ N} / 10 \text{ cm}^2$ ), zijn niet gecorreleerd met wijzigingen in de samenstelling van het sediment (zie verder).

Ook in andere studiegebieden zijn de nematodendensiteiten per oppervlakte-eenheid zelden constant in de tijd. Er worden meestal, zowel op jaarlijkse basis als over meerdere jaren gespreid, grote fluctuaties waargenomen.

In tegenstelling tot Warwick en Buchanan (1971), McIntyre en Murison (1973) en Tietjen (1980a) nemen Lorenzen (1974) en Juario (1975) seizoensgebonden variaties waar in sublittorale nematodengemeenschappen. In Helgoland is de densiteit tot 1.6 maal hoger in de zomer (mei-nov.) dan in de winter (dec.-april) (Lorenzen, 1974). In de Duitse Bocht (Juario, 1975) zijn de densiteiten in april en augustus respectievelijk 1.7 en 1.8 maal zo hoog als in februari. Juario (1975) wijst er echter op dat het gemiddelde van de twee seizoenale perioden (gebaseerd op de temperatuur) niet significant verschillend is en er dus geen echte seizoenale variatie bestaat. Er wordt verder gesuggereerd dat door de grote verschillen in reproductieve activiteit en periode tussen soorten geen seizoenale cycli observeerbaar zijn in soortenrijke gemeenschappen (Juario, 1975).

Verder worden ook over het verloop van meerdere jaren grote fluctuaties waargenomen. In een estuarien slib- en zandstation is, gespreid over 11 jaar, de maximale densiteit respectievelijk gelijk aan 83.7 en 24 maal de minimale densiteit (Coull, 1985). Tijdens het beperkt aantal 'long-term' studies die zijn uitgevoerd (McIntyre en Murison, 1973, Boucher, 1981; 1985 en Coull, 1985) kon geen enkele trend in de fluctuaties worden vastgesteld.

Voorafal temperatuur en voedselaanbod zouden verantwoordelijk zijn voor de densiteitsschommelingen (zie overzichtsartikel Heip et al., 1985). Montagna et al. (1983) vinden voor estuariene slibgemeenschappen een omgekeerde correlatie tussen enerzijds de densiteit, en anderzijds de temperatuur en de diepte van de geoxideerde redoxlaag. Volgens Coull (1985) zijn de seizoenale fluctuaties in slibgemeenschappen te wijten aan saliniteitsschommelingen, terwijl in zand de densiteit gerelateerd is aan de temperatuur. Als mogelijke verklaring voor de grotere densiteitsfluctuaties in slib ten opzichte van deze in zand, suggereert Coull



(1985) dat vooral biologische interacties verantwoordelijk zijn voor de grotere amplitude in slib, terwijl in zandige gemeenschappen de stabiliteit wordt in stand gehouden door hydrodynamische krachten. In de Voordelta worden zowel in slibrijke (station 26) als in zuivere zandstations (station 43 en station 45) grote fluctuaties waargenomen.

#### 4.2.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

##### 4.2.2.1. Sedimentsamenstelling

Door verscheidene auteurs (o.a. Wieser, 1960; Stripp, 1969; Warwick en Buchanan, 1970; Lorenzen, 1974; Ward, 1975; Tietjen, 1977) wordt een gelijkaardige relatie gevonden tussen de samenstelling van het sediment en de nematodendensiteiten. Fijn zand, slibrijk zand en zandig slib vertonen de hoogste densiteiten, terwijl grof zand en grint gekenmerkt zijn door de laagste densiteiten (zie overzichtsartikel Heip et al., 1985). Coull en Bell (1979) specificeren dat vooral detritusrijke sedimenten hoge densiteiten bevatten, in tegenstelling tot zuiver zand, hiermee verwijzend naar het voedselaanbod als limiterende factor. Onder andere McIntyre (1969), Ward (1975) en Fricke en Flemming (1983) suggereren dat de sedimentsamenstelling onrechtstreeks de belangrijkste factor is die de nematodenabundanties bepaalt, omdat zowel de beschikbare interstitiële ruimte, als de zuurstoftoevoer en het voedselaanbod gecorreleerd zijn met de slibfractie, de mediane korrelgrootte en de sortering van het sediment.

In Tabel 4.6. wordt een literatuuroverzicht gegeven van de nematodendensiteiten in verschillende sedimentstypen, waarbij uitsluitend sublittorale, mariene substraten zijn beschouwd. In de Voordelta zijn de relatief slibrijke, fijnzandige stations van groep 1 gekenmerkt door hogere densiteiten ( $1400 - 11000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) in vergelijking tot gelijkaardige sedimenten uit andere studiegebieden (Tietjen, 1980a; Wieser 1960 : respectievelijk 1098 en 250 tot  $550 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ). Wieser (1960) wijst echter op de mogelijke onderschatting van de densiteiten in de Buzzards bay als gevolg van de extractieprocedure (i.p.v. een  $38 \mu\text{m}$  werd een  $160 \mu\text{m}$  zeef gebruikt). Juario (1975) vindt analoge densiteiten ( $2867 - 5037 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) als in de stations van groep 1, zij het in fijnere ( $0.088 - 0.103 \text{ mm}$ ) en slibrijkere (24 %) sedimenten.

De densiteiten in groep 2 ( $77 - 1200 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) zijn grotendeels in overeenstemming met de resultaten van andere studies in gelijkaardige



slibarme sedimenten (Ward, 1973; Tietjen, 1980a : met respectievelijk 425 en 221 tot 1318 N/10 cm<sup>2</sup>).

Groep 3 (< 500 N/10 cm<sup>2</sup>) wordt gekenmerkt door relatief lage densiteiten in vergelijking tot andere al of niet slibrijke, fijn- tot mediumzandige substraten. Soortgelijke lage densiteiten worden vooral teruggevonden in grofzandige substraten (vb. Willems et al., 1982a) : 58 - 196 N/10 cm<sup>2</sup> als Md. > 0.500 mm).

Md.(mm)	% slib	N per 10 cm <sup>2</sup>	auteur
-	100	713	Warwick en Buchanan (1970)
-	100	920	Lorenzen (1974)
-	74 - 84	250 - 1800	Wieser (1960)
0.088-0.103	24	2867 - 5037	Juario (1975)
0.080	23	731	Tietjen (1980a)
0.140-0.160	2.7 - 14.6	2563 - 7143	deze studie (groep 1)
0.200	13	1098	Tietjen (1980a)
0.120-0.250	11	250 - 550	Wieser (1960)
0.170-0.320	2.4 - 4	528 - 1503	deze studie (groep 2)
0.250-0.500	< 7.5	425	Ward (1973)
0.250-0.500	1.9 - 3.9	221 - 1318	Tietjen (1980a)
0.188-0.281	0 - 0.26	134 - 280	Willems et al. (1982a)
0.200-0.340	1.2 - 4.2	122 - 410	deze studie (groep 3)
0.234	1.6	1095	Willems et al. (1982a)
0.720	0.9	938	Tietjen (1980a)
0.375-0.401	0 - 0.05	596 - 796	Tietjen (1980a)
0.517-0.654	0 - 0.30	58 - 196	Willems et al. (1982a)

Tabel 4.6.: Literatuuroverzicht van de nematodendensiteiten per oppervlakte-eenheid voor goed gesorteerde sedimenten in sublittorale gebieden.

De mediane korrelgrootte en de slibfractie zijn het meest uitgesproken gecorreleerd met de densiteit. Andere abiotische factoren, zoals waterkwaliteit (saliniteit, zwevende stofgehalte, organische C-gehalte en chlorofyl a-gehalte) en hydrodynamiek (orbitaalsnelheid, stroomsnelheid en diepte) vertonen geen correlatie met de densiteit. Een mogelijke verklaring zou zijn dat het mechanisme dat de densiteiten reguleert zeer complex is : het effect van de verschillende factoren is interactief en moeilijk van elkaar te onderscheiden.

In Fig.4.5. zijn alle stations op basis van de mediane korrelgrootte en de slibfractie onderverdeeld in vijf groepen (A tot E) (Tabel 4.7.),



zodat de stations, waar de impact van andere abiotische factoren dan die van het sediment minstens even belangrijk is, kunnen onderscheiden worden. Hierbij wordt vooral aandacht besteed aan de stations 1, 3, 26 en 32 (\*), gekenmerkt door hogere densiteiten dan verwacht op basis van hun sedimentsamenstelling, en aan de stations 25, 28, 31, 37, 39, 43, 45, 54, 63 en 65 (o), gekenmerkt door lagere densiteiten in vergelijking tot gelijkaardige sublittorale studiegebieden.

#### 4.2.2.2. Saliniteit

De relatie tussen densiteit en saliniteit werd vooral bestudeerd aan de hand van saliniteitsgradienten in estuaria. Door verscheidene auteurs (o.a. Capstick, 1959; Saad en Arlt, 1977 en Van Damme et al., 1980) wordt een toename van de densiteit vastgesteld naarmate meer stroomafwaarts wordt bemonsterd. De variatie van andere factoren, waaronder de sedimentsamenstelling, de temperatuur, de vervuiling en de hydrodynamiek, zijn in dergelijke biotopen echter minstens even belangrijk zodat meestal geen éénduidige relatie tussen de saliniteit en de densiteit wordt gevonden. Montagna et al. (1983) vinden noch in slib, noch in zand, een verband tussen densiteits- en saliniteitsfluctuaties, dit in tegenstelling tot Coull (1985), die vaststelt dat in een slibrijk sediment het aantal nematoden daalt bij stijgende saliniteit. Als mogelijke verklaring wordt gesuggereerd dat de verlaging van de saliniteit de ontwikkeling van bepaalde voedselbronnen voor het meiobenthos stimuleert (Coull, 1985).

In de Voordelta is de toevoer van zoet water groter in station 3 en in station 11 (respectievelijk 30 en 26 %) dan in de overige stations (8 tot 16 % zoet water). De mediane korrelgrootte van station 3 is vergelijkbaar met die van de overige stations met hoge densiteiten in de Voordelta (groep 1), dit in tegenstelling tot de slibfractie die in station 3 kleiner (2.7 %) is dan in de overige stations van groep 1 (5.2 tot 14.7 %). Aangezien de densiteit in station 3 hoger is dan verwacht op basis van zijn sedimentsamenstelling (Fig.4.5), is de verlaging van de saliniteit in dit station een mogelijke verklaring voor de hogere densiteit. Andere hypothesen zijn echter minstens even relevant. Zo kunnen deze hoge densiteiten het gevolg zijn van een grotere toevoer van organisch materiaal via de Haringvlietsluizen (zie verder). Een enkele



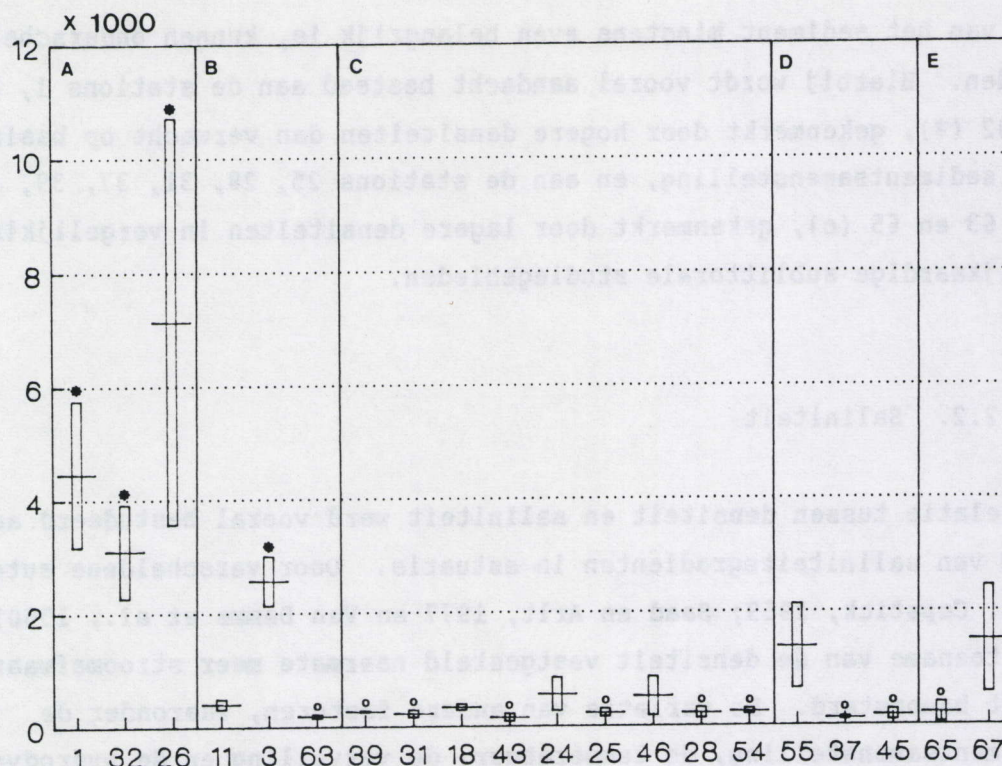


Fig.4.5.: Gemiddelde densiteit ( $\pm$  S.F.) per station. De stations zijn gegroepeerd op basis van hun gemiddelde slibfractie en mediane korrelgrootte (zie Tabel 4.7.). De stations met een hogere (\* = groep 1) of lagere densiteit (o = groep 3) dan verwacht op basis van hun sedimentsamenstelling zijn aangeduid.

groep	stations	mediane korrelgrootte in mm (gem. per station)	slibfractie (%) (gem. per station)
A	1, 26, 32	0.14 - 0.16	5 - 14
B	3, 11, 63	0.15 - 0.18	1.5 - 3
C	39, 31, 18, 43, 24,	0.20 - 0.27	1 - 4
	25, 46, 28, 54		
D	55, 37, 45	0.28 - 0.32	1 - 4
E	65, 67	0.22 - 0.34	4 - 29

Tabel 4.7.: Groepering van de 20 Voordeltastations op basis van de gemiddelde mediane korrelgrootte en de gemiddelde slibfractie (station 65 en station 67 onderscheiden zich niet op basis van hun gemiddelde sedimentsamenstelling, maar vanwege de slibaccumulaties die in deze stations kunnen optreden).



waarneming in station 3 volstaat niet om conclusies te trekken omtrent het effect van de saliniteit.

In station 11 waar de densiteit (gem.  $400 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) van dezelfde grootte-orde is als in de overige slibarme stations (groep 2), wordt geen directe impact van de saliniteit vastgesteld.

#### 4.2.2.3. Organisch koolstofgehalte

De hoge densiteiten in fijne sedimenten worden grotendeels verklaard op basis van het grote voedselaanbod in dergelijke biotopen : enerzijds bezinkt fijn organisch materiaal samen met de slibfractie; anderzijds zijn kleine slibdeeltjes fysisch beter geschikt als substraat voor bacteriële ontwikkeling (Dale, 1974). De belangrijkste voedselbronnen voor nematoden zijn immers detritus, bacteriën en microalgen (Heip et al., 1985 en Jensen, 1987a).

Nematoden kunnen zeer abundant worden bij organische aanrijking (Raffaelli, 1987). Hun densiteiten fluctueren recht evenredig met de hoeveelheid direct beschikbaar detritus (Findlay, 1982). In het Eems-Dollart estuarium worden de hoogste nematodendensiteiten aangetroffen in de directe nabijheid van een lozingspunt van organische afval (Bouwman et al., 1983), met als meest voor de hand liggende verklaring de verhoogde voedseltoevoer. De relatie nematodendensiteiten - organische aanrijking wordt verder uitgebreid behandeld in Hoofdstuk 11 (Pollutie).

In de Voordelta is het gehalte aan organische stof (gemeten tijdens het voorjaar '85 ; Fig.4.6. , naar Seip en Brand, 1987) hoogst in de meest slibrijke sedimenten zoals in het noorden (station 1 en station 3), in de Grevelingenmonding (station 26) en in de Westerscheldemonding (station 65 en station 67). Van de Oosterscheldemondingstations (32, 46 en 43) zijn geen gegevens beschikbaar.

In de stations 1, 3 en 26 (groep 1) worden, in verhouding tot hun sedimentsamenstelling (Fig.4.5.), zeer hoge nematodenabundanties gevonden (resp. 4438, 2562 en  $7115 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ), wat een gevolg kan zijn van de organische aanrijking in deze stations. Bovendien zijn deze stations gekenmerkt door de meest uitgesproken seizoenale verschillen, met zeer hoge densiteiten tijdens het najaar. Een mogelijke verklaring voor deze seizoenaliteit is de verhoogde incorporatie van dood planten- en dierenmateriaal in het sediment op het einde van de zomer (Heip et al., 1985).



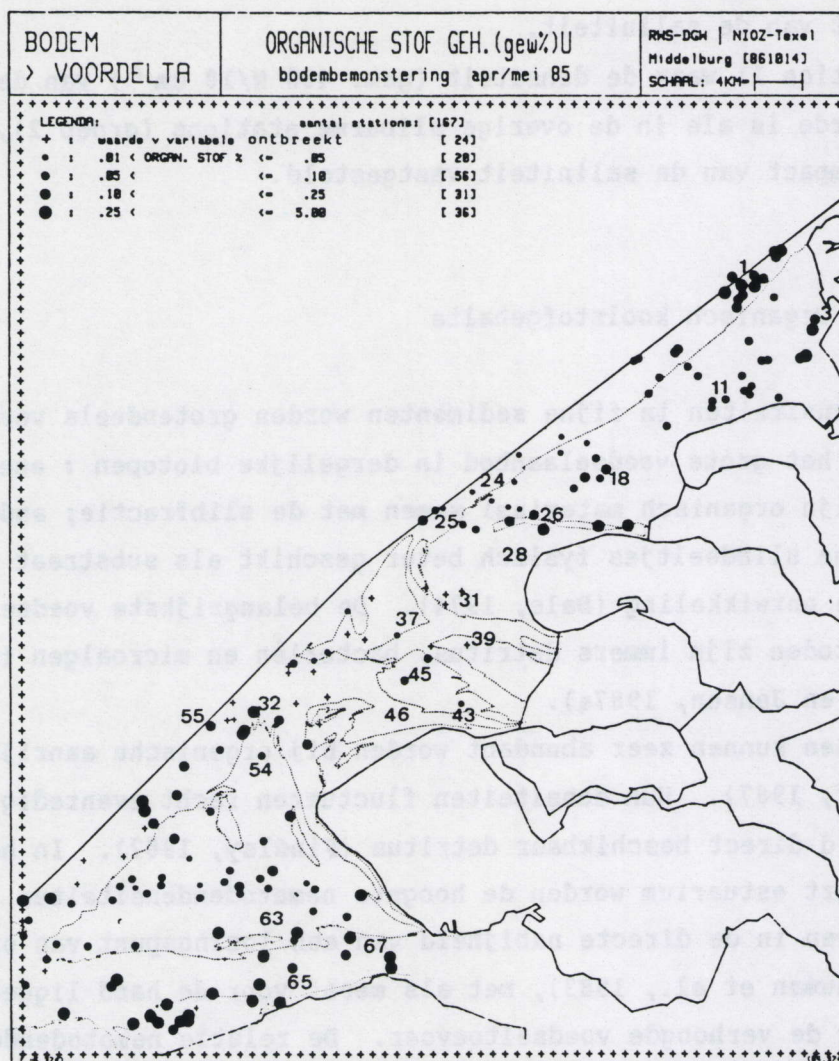


Fig.4.6.: Organisch stofgehalte (gewichts %) in de Voordelta tijdens het voorjaar '85 (naar Seip en Brand, 1987), met aanduiding van de 20 stations van deze studie.

De lagere densiteiten in station 1 ( $4463 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) in vergelijking met de Grevelingenmonding (station 26 :  $7143 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) kunnen niet aan de hand van sedimentskarakteristieken verklaard worden (Fig.4.5.). De toevoer van vervuild Rijn- en Maas water, waardoor naast organisch detritus ook toxische stoffen worden aangevoerd, is een mogelijke oorzaak voor de minder uitgesproken densiteitspieken in station 1 .

De interpretatie van de densiteit in station 3 wordt bemoeilijkt, omdat enerzijds het sediment hier minder slibrijk is in vergelijking met station 1 en station 26 (Fig.4.5.) en er anderzijds ook vervuild Rijn- en Maaswater wordt aangevoerd.

De lage densiteiten in de stations 65 en 67, (gemiddeld resp.  $212$  en  $1529 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) - niettegenstaande de grootte van de slibfractie en het



hoog organisch C-gehalte (Fig.4.6.) van beide stations vergelijkbaar zijn met die van de stations 1, 32 en 26 - kunnen in verband gebracht worden met de chemische (zie Hoofdstuk 11 over vervuiling) en hydrodynamische verstoring (zie verder) die in deze gebieden aanwezig is.

#### 4.2.2.4. Hydrodynamiek

De stations van groep 3 (gekenmerkt door lage densiteiten in vergelijking met andere studiegebieden met dezelfde sedimentsamenstelling) zijn bijna steeds ondiepe stations, waar onder invloed van de golfwerking (Vorb. > 1 m/s) de bezinking van fijne deeltjes wordt verhinderd. Daarnaast behoren ook de stations met de grootste stroomsnelheden (91 - 120 cm/s) en de grootste verschillen tussen minimale en maximale stroomsnelheid (85 - 115 cm/s) tot deze groep.

De stations met de hoogste densiteiten (groep 1) zijn met uitzondering van station 3, gekenmerkt door de kleinste maximale stroomsnelheid (49 - 58 cm/s) en de kleinste orbitaalsnelheid (0.48 - 0.71 m/s).

Het effect van hydrodynamische verstoring is volgens McIntyre (1969) meestal niet te onderscheiden van het effect van de sedimentsamenstelling, aangezien de slibfractie en de sortering van het sediment worden bepaald door de aanwezige hydrodynamische krachten.

In het Eems-Dollart estuarium is de densiteit veel lager ( $< 40 \text{ N/cm}^2$ ) in hydrodynamisch verstoorde zones, dan op meer beschutte plaatsen (tot  $400 \text{ N/cm}^2$ ) (Bouwman et al., 1983).

Alongi (1986) vindt dat de laagste densiteiten aanwezig zijn in de stations die het meest verstoord worden door de golfslag. De densiteit is niet gecorreleerd met de sedimentsamenstelling.

#### 4.2.3. Correlatie met de macrofauna

De kennis over de relatie macrofauna - meiofauna is zeer beperkt. Volgens Gerlach (1978) is de meiofauna niet in competitie voor voedsel met de macrofauna omdat nematoden door hun activiteit in het sediment (bioturbatie) en door het onderhouden van bacteriënpopulaties (o.a. door 'grazing', door 'gardening' en door de excretie van metabolische afvalproducten) voldoende voedsel ter beschikking hebben.



Verscheidene auteurs (o.a. Elmgren, 1978; Warwick et al., 1986a) suggereren dat zowel een positieve als een negatieve impact van macro- op meiofauna bestaat : enerzijds worden vooral kleine nematoden opgegeten door macrobenthische organismen; anderzijds ontstaan door de activiteit van het macrobenthos in het sediment meer geaëreerde (door bioturbatie) en voedselrijke ('faecal pellets') microhabitaten, waardoor plaatselijk meer geschikte milieuomstandigheden voor nematoden worden gecreëerd.

De hypothese dat meiofauna competitief superieur is in voedselarme biotopen, terwijl in voedselrijke biotopen de meiofauna armer is als gevolg van predatie door het macrobenthos (Elmgren, 1978), kan moeilijk getoetst worden aan de hand van de Voordeltagegevens. Naast voedsel-

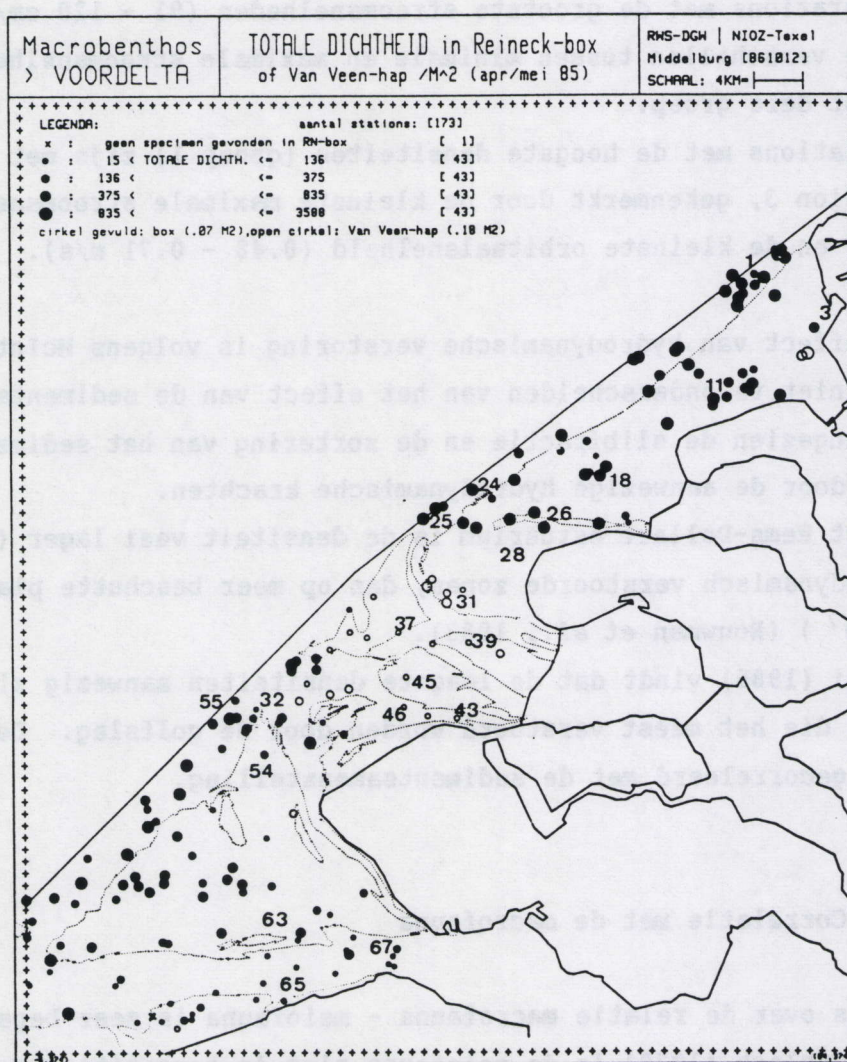


Fig.4.7.: Totale macrofaunadichtheid per staal in de Voordelta tijdens het voorjaar '85 (naar Seip en Brand, 1987), met aanduiding van de 20 stations van deze studie.



aanbod zijn immers nog andere abiotische factoren gecorreleerd met de macro- en meiobenthische densiteit. De macrofaunadensiteit (Fig.4.7.) is echter positief gecorreleerd met de meiofaunadensiteit in de Voordelta ( $r_s = 0.455$ ,  $n = 19$ ,  $p = 0.025$ ), mede doordat beide faunistische groepen dezelfde correlatie met de sedimentsamenstelling vertonen (Seip en Brand, 1987). De Westerscheldegeul (station 65 en station 67) vormt de belangrijkste uitzondering. In beide stations wordt een veel kleinere macrobenthosgemeenschap gevonden in vergelijking tot de meiofauna. Naast voedselaanbod, spelen nog andere factoren, waaronder pollutie, een belangrijke rol. Het macrobenthos is immers veel gevoeliger voor pollutie dan meiobenthos (zie ook Hoofdstuk 11).

#### 4.3. Samenvatting en besluiten (Fig.4.8.)

- De correlatie tussen de densiteit en de samenstelling van het sediment is hoog significant.
- In de Grevelingengeul (station 26) worden uitzonderlijk hoge densiteiten gevonden (tot  $11000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) in vergelijking tot andere slibrijke en fijnzandige sedimenten. De meest voor de hand liggende verklaring is de natuurlijke organische aanrijking van dit gebied.
- In station 1, ter hoogte van de monding van de Nieuwe Waterweg, gekenmerkt door een zelfde sedimentsamenstelling als station 26 (Grevelingenmond), worden eveneens relatief hoge densiteiten aangetroffen ( $2000$  tot  $7000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ), zij het minder uitgesproken dan in station 26. Naast organisch materiaal worden in dit gebied toxische afvalproducten aangevoerd afkomstig van de Rijn en de Maas.
- Organische aanrijking is ook een mogelijke verklaring voor de relatief rijke fauna ( $1900$  tot  $3200 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) van station 3 ter hoogte van de Haringvlietsluizen.
- Het effect van de saliniteit op de densiteit is niet afleidbaar uit deze studie omwille van de beperkte saliniteitsgradiënt.
- De meest ondiepe stations in de Voordelta zijn gekenmerkt door relatief lage densiteiten. Door de grotere golfwerking wordt de bezinking van fijn organisch materiaal verhinderd, wat een mogelijke beperking is voor de ontwikkeling van abundante nematodengemeenschappen. Diepe stations, gekenmerkt door hoge stroomsnelheden, zoals in de monding van de Oosterschelde en de Westerscheldegeul (de stations 43, 65 en 67), vertonen ook lagere densiteiten dan verwacht op basis van hun sedimentsamenstelling. Deze



vaststellingen wijzen eventueel op de negatieve beïnvloeding van de nematodendensiteiten door hydrodynamische verstoring.

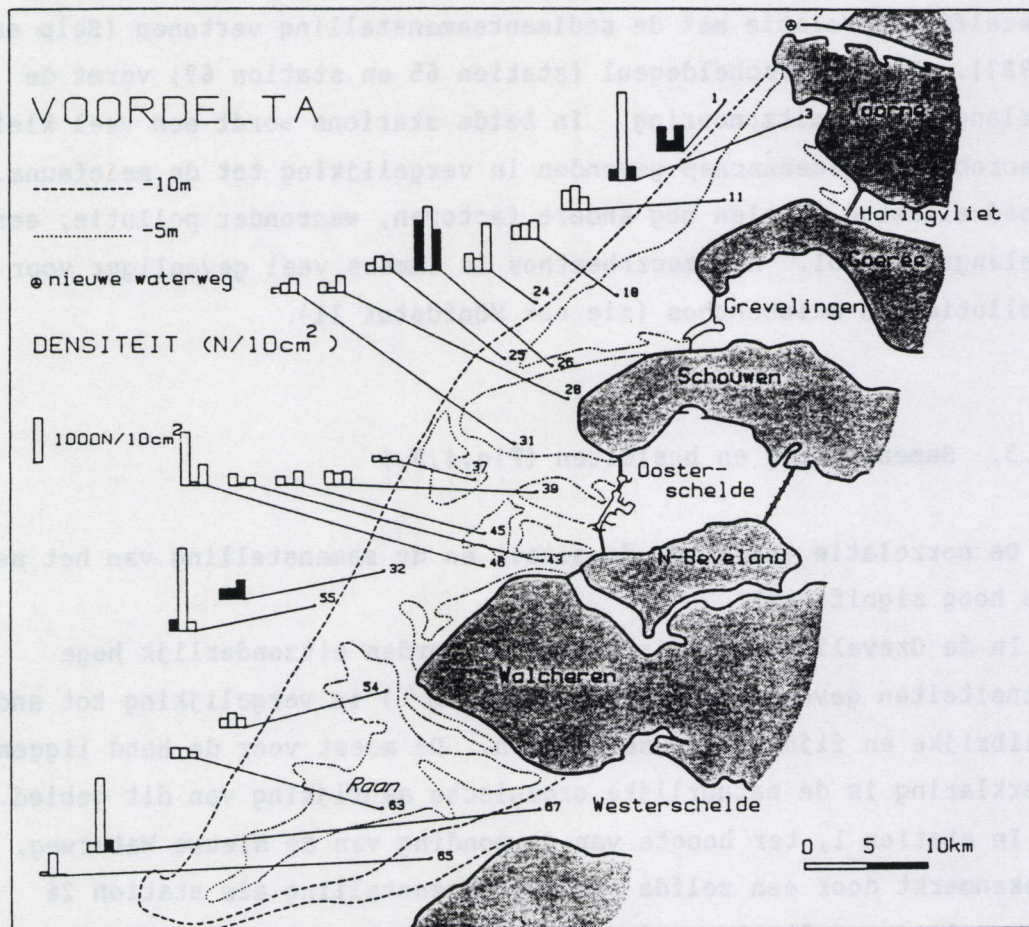


Fig.4.8.: De nematodendensiteit (N/10 cm<sup>2</sup>) in de Voordelta tijdens (in volgorde) het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85. (De volle staafjes geven de gemeten waarde x 10<sup>-1</sup>).



## 5. DIVERSITEIT

### 5.1. Inleiding

In deze studie zijn meerdere diversiteitsindices berekend, die elk een ander aspect van de diversiteit benadrukken. Eén index is immers niet voldoende om de diversiteit van een gemeenschap te beschrijven. Zo kan voor een gemeenschap met slechts enkele soorten, maar met een goede verspreiding van de individuen over de soorten, een zelfde waarde voor de diversiteit worden gevonden als voor een soortenrijke gemeenschap, gekenmerkt door de uitgesproken dominantie van een of enkele soorten (Pielou, 1975).

### 5.2. Resultaten

#### 5.2.1. Soortendiversiteit

##### 5.2.1.1. Diversiteit en evenness per station

In Tabel 5.1. zijn per replica, per staalname en per campagne de bestudeerde diversiteits- en evennessindices gegeven. N staat voor het aantal gedetermineerde individuen per replica.

Het aantal soorten ( $N_0$ ) per replica varieert tussen 3 en 47 (gem. 26.7). De  $N_1$  diversiteitsindex varieert tussen 1.84 en 31.50 (gem. 13.86);  $N_2$  bedraagt minimaal 1.57 en maximaal 25.09 (gem. 9.04); de evennessindex  $E_{1,0}$  varieert tussen 0.15 en 0.80 (gem. 0.50); en  $E_{2,1}$  schommelt tussen 0.37 en 0.85 (gem. 0.64); de dominantie-index tenslotte, die als een gemiddelde per staalname is weergegeven in Tabel 5.2., varieert tussen 13 % en 76 % (gem. 28.2 %).

Een Kruskal Wallis-test (Tabel 5.3.) toont aan dat er significante verschillen bestaan tussen de stations op basis van alle diversiteitsindices ( $N_0$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ , d). Er worden geen significante verschillen gevonden tussen de 20 stations op basis van één van beide evennessindices  $E_{1,0}$  en  $E_{2,1}$ .

Op basis van de dominantie-index (d) wordt het grootste aantal significant verschillende stationsparen gevonden (39 %) (Tabel 5.4.d).  $N_2$  en  $N_1$  zijn voor respectievelijk 57 en 54 van de 190 stationsparen significant verschillend (Tabel 5.4.c en 5.4.b). Het aantal soorten ( $N_0$ ) is slechts voor 24 % van de stationsparen significant verschillend (Tabel 5.4.a).



De stations kunnen nu op basis van elke diversiteitsindex onderverdeeld worden in drie groepen (Tabel 5.4.) waarbij, binnen elke groep geen significante verschillen worden gevonden, alle stations van groep 1 significant verschillen van groep 3, en groep 2 een intermediaire positie inneemt. In Fig.5.1. is voor elke diversiteitsindex aangeduid welke stations een hoge, lage of intermediaire waarde voor de respectievelijke index vertonen. Uit deze figuur blijkt dat, niettegenstaande alle diversiteitsindices onderling gecorreleerd zijn (Tabel 5.5.), voor elke index telkens andere groepen worden gevormd. In totaal behoren negen van de 20 stations niet steeds tot dezelfde groep

(a) Najaar '84

	N		N <sub>0</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		E <sub>1:0</sub>		E <sub>2:1</sub>	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	188	197	22	24	11.28	10.42	8.35	7.21	0.51	0.43	0.74	0.69
3	212	199	18	17	6.70	8.89	3.99	6.68	0.37	0.52	0.60	0.75
11	170	182	35	27	17.93	15.22	10.23	10.22	0.51	0.56	0.57	0.67
18	194	211	34	25	16.27	13.31	9.84	9.68	0.48	0.53	0.61	0.73
24	202	200	36	33	14.00	14.80	7.67	9.14	0.39	0.45	0.55	0.62
25	106	112	32	33	18.42	17.54	11.78	10.02	0.58	0.53	0.64	0.57
26	208	180	37	34	21.55	17.01	14.38	11.10	0.58	0.50	0.67	0.65
28	126	114	15	15	6.82	7.74	4.45	5.19	0.45	0.52	0.65	0.67
31	68	96	23	29	16.24	19.62	11.80	14.54	0.71	0.68	0.73	0.74
32	194	199	29	34	13.39	12.96	8.61	6.86	0.46	0.38	0.64	0.53
37	92	85	35	32	24.65	22.60	16.60	16.84	0.70	0.71	0.67	0.75
39	188	198	28	30	12.18	15.41	7.83	10.07	0.44	0.51	0.64	0.65
43	192	195	21	19	9.67	5.76	7.14	2.91	0.46	0.30	0.74	0.50
45	158	139	28	33	12.59	18.55	7.82	11.76	0.45	0.56	0.62	0.63
46	195	201	19	25	7.75	9.03	5.37	5.10	0.41	0.36	0.69	0.56
54	150	181	33	31	18.81	10.33	11.03	4.15	0.57	0.33	0.59	0.40
55	201	208	20	23	7.13	10.30	4.07	6.55	0.36	0.45	0.57	0.64
63	119	167	24	41	16.93	27.28	13.27	20.49	0.71	0.67	0.78	0.75
65	64	72	16	15	8.67	4.48	5.04	2.28	0.54	0.30	0.58	0.51
67	126	162	36	39	21.79	21.42	13.95	13.81	0.61	0.55	0.64	0.64

Tabel 5.1.: Gemeenschapsparemeters per replica (A en B)

(met N = aantal gedetermineerde individuen, N<sub>0</sub> = aantal soorten, N<sub>1</sub> en N<sub>2</sub> = diversiteitsindices en E<sub>1:0</sub> en E<sub>2:1</sub> = evennessindices) tijdens (a) het najaar '84, (b) het voorjaar '85 en (c) het najaar '85.



## (b) Voorjaar '85

	N		N <sub>0</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		E <sub>1:0</sub>		E <sub>2:1</sub>	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	206	194	23	27	11.10	11.26	7.56	6.36	0.48	0.42	0.68	0.56
3	195	195	15	21	7.39	11.70	5.33	8.43	0.46	0.56	0.75	0.72
11	176	183	36	24	22.44	15.54	15.37	11.48	0.62	0.65	0.68	0.74
18	172	-	28	-	12.34	-	7.17	-	0.44	-	0.58	-
24	161	-	42	-	29.90	-	22.14	-	0.71	-	0.74	-
25	174	-	47	-	29.52	-	19.41	-	0.63	-	0.66	-
26	179	-	31	-	18.26	-	13.32	-	0.59	-	0.73	-
28	64	89	25	25	12.72	9.45	6.11	4.02	0.51	0.38	0.48	0.43
31	174	-	32	-	19.66	-	12.96	-	0.61	-	0.66	-
32	136	156	26	23	11.82	8.19	7.69	4.45	0.45	0.36	0.65	0.54
37	64	82	13	16	7.17	8.03	5.18	5.37	0.55	0.50	0.72	0.67
39	61	-	20	-	10.89	-	6.78	-	0.54	-	0.62	-
43	44	-	23	-	18.39	-	14.89	-	0.80	-	0.81	-
45	28	-	17	-	13.65	-	10.59	-	0.80	-	0.78	-
46	35	-	12	-	7.45	-	5.49	-	0.62	-	0.74	-
54	155	-	39	-	10.69	-	3.94	-	0.27	-	0.37	-
55	170	-	46	-	21.48	-	11.48	-	0.47	-	0.53	-
63	192	-	33	-	13.48	-	7.79	-	0.41	-	0.58	-
65	167	-	28	-	6.79	-	3.93	-	0.24	-	0.58	-
67	152	-	32	-	4.84	-	2.12	-	0.15	-	0.44	-

## (c) Najaar '85

	N		N <sub>0</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		E <sub>1:0</sub>		E <sub>2:1</sub>	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	171	-	22	-	11.43	-	7.13	-	0.52	-	0.62	-
3	163	-	20	-	7.25	-	4.61	-	0.36	-	0.64	-
11	140	-	33	-	21.73	-	15.63	-	0.66	-	0.42	-
18	158	-	34	-	18.88	-	11.92	-	0.56	-	0.63	-
24	156	-	33	-	21.09	-	14.56	-	0.64	-	0.69	-
25	163	-	42	-	31.48	-	25.09	-	0.75	-	0.80	-
26	156	-	20	-	8.87	-	5.79	-	0.44	-	0.65	-
28	168	-	28	-	13.10	-	7.16	-	0.47	-	0.55	-
31	185	-	28	-	16.30	-	11.89	-	0.58	-	0.73	-
32	179	-	21	-	5.61	-	3.05	-	0.27	-	0.54	-
37	74	133	29	28	22.10	15.88	17.78	11.15	0.76	0.57	0.80	0.70
39	108	-	25	-	13.59	-	7.83	-	0.54	-	0.58	-
43	165	142	15	22	3.77	9.49	2.10	5.12	0.25	0.43	0.56	0.54
45	171	170	34	31	17.67	14.75	10.14	8.15	0.52	0.48	0.57	0.55
46	185	-	15	-	3.40	-	2.03	-	0.23	-	0.60	-
54	117	-	34	-	17.10	-	8.14	-	0.50	-	0.48	-
55	153	-	25	-	13.85	-	9.50	-	0.55	-	0.69	-
63	72	-	27	-	14.75	-	8.64	-	0.55	-	0.59	-
65	186	-	6	-	1.93	-	1.58	-	0.32	-	0.82	-
67	171	-	3	-	1.84	-	1.57	-	0.61	-	0.85	-



st.	1	2	3	gem.
1	22	27	27	25.3
3	34	27	36	32.3
11	22	17	14	17.6
18	19	28	19	22.0
24	23	11	17	17.0
25	22	14	10	15.3
26	19	14	31	21.3
28	37	42	32	37.0
31	16	19	16	17.0
32	26	33	53	37.3
37	14	30	13	19.0
39	21	31	30	27.3
43	41	13	40	31.3
45	20	21	27	22.6
46	34	28	68	43.3
54	36	47	31	38.0
55	37	21	21	26.3
63	12	26	26	21.3
65	52	39	29	40.0
67	16	67	76	53.0

Tabel 5.2.: De dominantie-index d (%) per staalnamepunt (gemiddelde van 2 replica's) en per station (gem. = gemiddelde over 3 campagnes) (1 = najaar '84; 2 = voorjaar '85; 3 = najaar '85)

	K	p
N <sub>0</sub>	33.417	0.022
N <sub>1</sub>	35.052	0.014
N <sub>2</sub>	35.249	0.013
d	32.867	0.025

Tabel 5.3.: Kruskal Wallis-test tussen de 20 stations op basis van de diversiteitsindices (n = 60; p = significantie).



(a) aantal soorten  $N_0$ 

		groep 1					groep 2										groep 3				
		24	25	54	11	18	63	1	26	28	31	32	37	39	45	55	67	3	43	46	65
groep 1	24	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	54	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
groep 2	63	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	28	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	31	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	32	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	39	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
groep 3	45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	55	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	67	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	43	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	46	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	65	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

(c) diversiteit  $N_2$ 

		groep 1					groep 2										groep 3				
		11	24	25	31	37	63	18	26	39	43	45	1	54	55	67	3	28	32	46	65
groep 1	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	24	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	31	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	63	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
groep 2	18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	39	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	43	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	54	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	55	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
groep 3	67	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	28	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	32	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	46	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	65	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

(b) diversiteit  $N_1$ 

		groep 1				groep 2										groep 3					
		25	11	31	24	1	26	63	39	18	54	55	37	45	32	3	46	65	43	28	67
groep 1	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	31	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	24	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
groep 2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	63	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	39	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	54	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	55	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
groep 3	45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	32	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	46	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	65	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	43	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	28	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	67	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

(d) dominantie d

		groep 1					groep 2								groep 3							
		25	11	31	24	37	1	26	63	39	18	55	45	43	32	3	46	28	54	65	67	
groep 1	25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	31	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	24	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
groep 2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	63	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	39	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	55	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	43	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
groep 3	32	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	46	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	28	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	65	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	54	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	67	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	

Tabel 5.4.: Multiële vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van

de gemiddelde diversiteitsindices (a)  $N_0$ , (b)  $N_1$ , (c)  $N_2$  en (d) d.(\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ).



	najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)		najaar '85 (n = 20)		3 campagnes (n = 60)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
$N_0 - N$	-0.096	0.343	0.486	0.015	-0.387	0.046	0.065	0.311
- $N_1$	0.848	0.001	0.546	0.006	0.939	0.001	0.789	0.001
- $N_2$	0.770	0.001	0.341	0.070	0.890	0.001	0.679	0.001
- $E_{1:0}$	0.545	0.006	-0.166	0.241	0.615	0.002	0.285	0.014
- $E_{2:1}$	-0.005	0.491	-0.434	0.028	-0.077	0.347	-0.167	0.101
$N_1 - N$	-0.318	0.085	0.282	0.113	-0.508	0.011	-0.127	0.166
- $N_2$	0.971	0.001	0.915	0.001	0.980	0.001	0.972	0.001
- $E_{1:0}$	0.851	0.001	0.626	0.002	0.759	0.001	0.741	0.001
- $E_{2:1}$	0.366	0.056	0.310	0.090	0.134	0.286	0.286	0.013
$N_2 - N$	-0.311	0.091	0.294	0.103	-0.475	0.017	-0.140	0.143
- $E_{1:0}$	0.881	0.001	0.771	0.001	0.787	0.001	0.816	0.001
- $E_{2:1}$	0.506	0.011	0.595	0.003	0.213	0.183	0.440	0.001
$E_{1:0} - N$	-0.579	0.004	-0.180	0.223	-0.396	0.042	-0.402	0.001
- $E_{2:1}$	0.605	0.002	0.874	0.001	0.563	0.005	0.688	0.001

Tabel 5.5.: Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de diversiteitsindices onderling (per campagne en over de 3 campagnes samen) (p = significantie).

(of met ander woorden deze negen stations zijn niet steeds van dezelfde stations significant verschillend).

#### 5.2.1.2. K-dominantiecurven

K-dominantiecurven tonen aan dat de negen stations (die naargelang de gebruikte diversiteitsindex met andere stations worden gegroepeerd op basis van onderlinge gelijkenissen (zie vorige paragraaf)) eigenlijk niet steeds met de stations van de groep, waartoe ze telkens behoren, te vergelijken zijn. Zo is, bijvoorbeeld, de gemiddelde dominantie-index (d) van station 54 vergelijkbaar met de dominantie-index van station 32, maar groter dan de dominantie-index van station 45 (Fig.5.1.b). De gemiddelde diversiteitsindex ( $N_1$ ) van station 54 daarentegen, is groter dan die van station 32, maar vergelijkbaar met die van station 45 (Fig.5.1.c). Uit de k-dominantiecurven van deze stations (Fig.5.2.) blijkt dat station 54 met geen van beide stations vergelijkbaar is. De



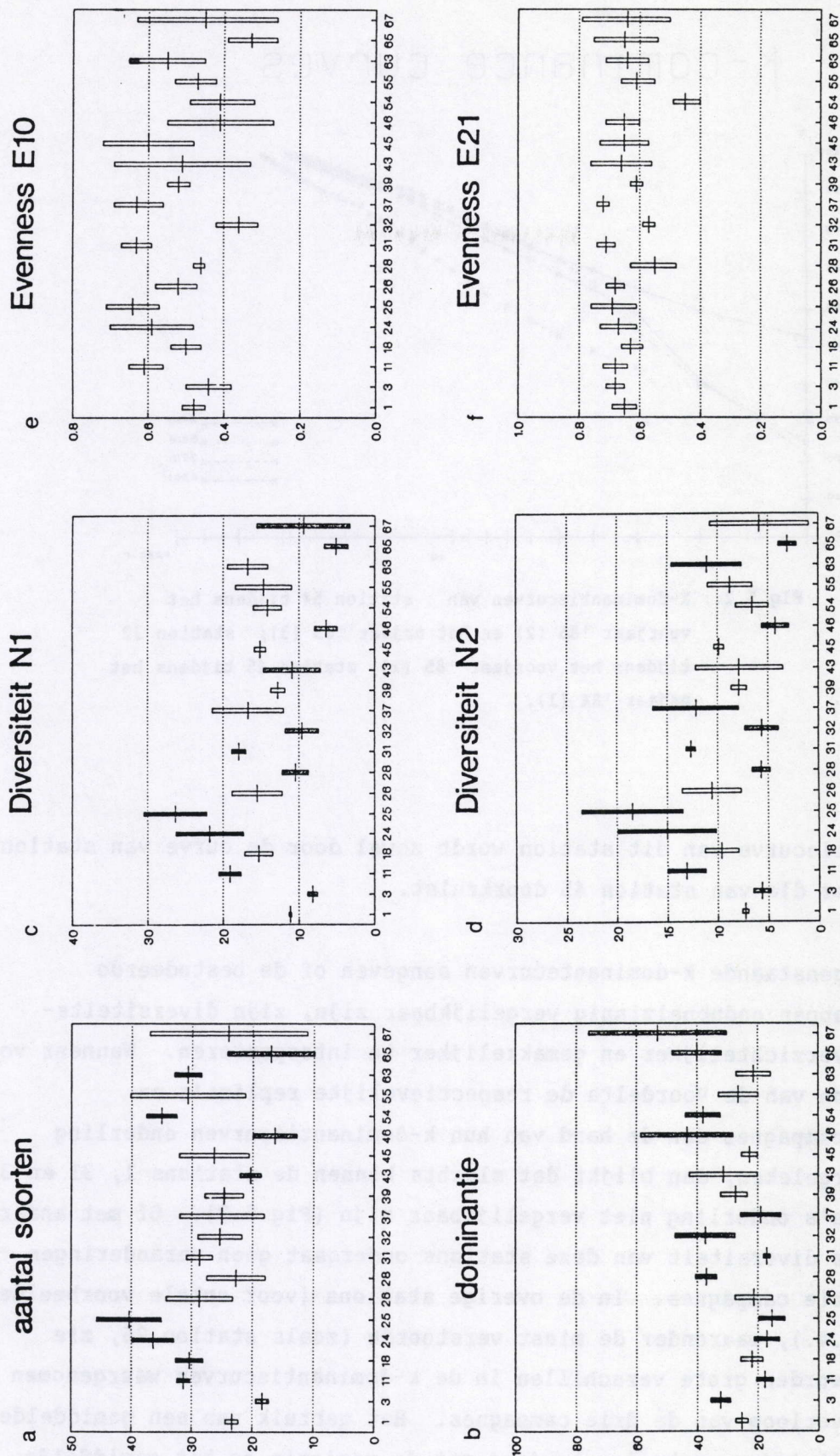


Fig. 5.1.: Gemiddelde diversiteitsindices ( $\pm$  S.F.) per station. Voor elke index wordt onderscheid gemaakt tussen de stations-  
 groepen die gevormd zijn op basis van significant verschillende diversiteitswaarden (zie Tabel 5.4.).  
 (  = groep 1;  = groep 2 )



## K-dominance curves

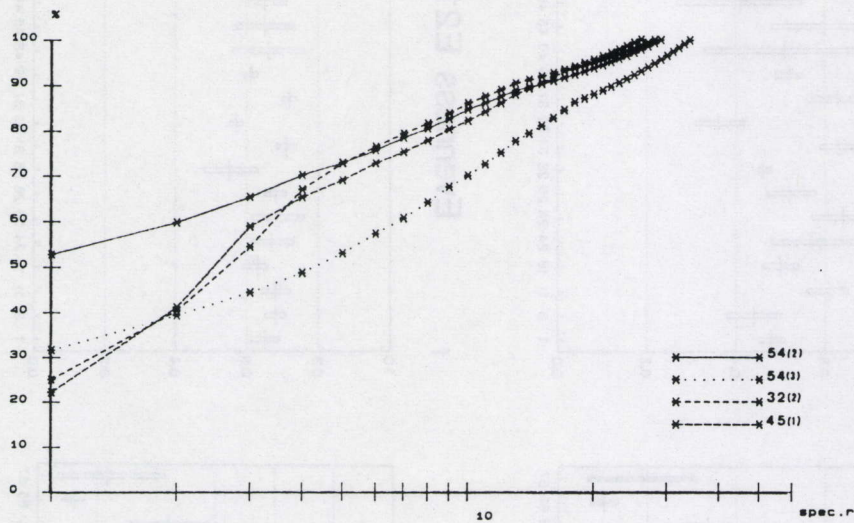


Fig.5.2.: K-dominantiecurven van : station 54 tijdens het voorjaar '85 (2) en het najaar '85 (3); station 32 tijdens het voorjaar '85 (2); station 45 tijdens het najaar '84 (1).

k-dominantiecurve van dit station wordt zowel door de curve van station 32 als door die van station 45 doorkruist.

Niettegenstaande k-dominantiecurven aangeven of de bestudeerde gemeenschappen ondubbelzinnig vergelijkbaar zijn, zijn diversiteitsindices overzichtelijker en gemakkelijker te interpreteren. Wanneer voor elk station van de Voordelta de respectievelijke replica's en staalnamecampagnes aan de hand van hun k-dominantiecurven onderling worden vergeleken, dan blijkt dat slechts binnen de stations 1, 31 en 3 de replica's onderling niet vergelijkbaar zijn (Fig.5.3). Of met andere woorden de diversiteit van deze stations ondergaat geen veranderingen over de drie campagnes. In de overige stations (voor enkele voorbeelden zie Fig.5.4.), waaronder de minst verstoorde (zoals station 26, zie verder), worden grote verschillen in de k-dominantiecurven waargenomen over het verloop van de drie campagnes. Het gebruik van een gemiddelde diversiteitsindex, rekening houdend met de variatie op het gemiddelde, is in dergelijke gevallen gemakkelijker te hanteren.



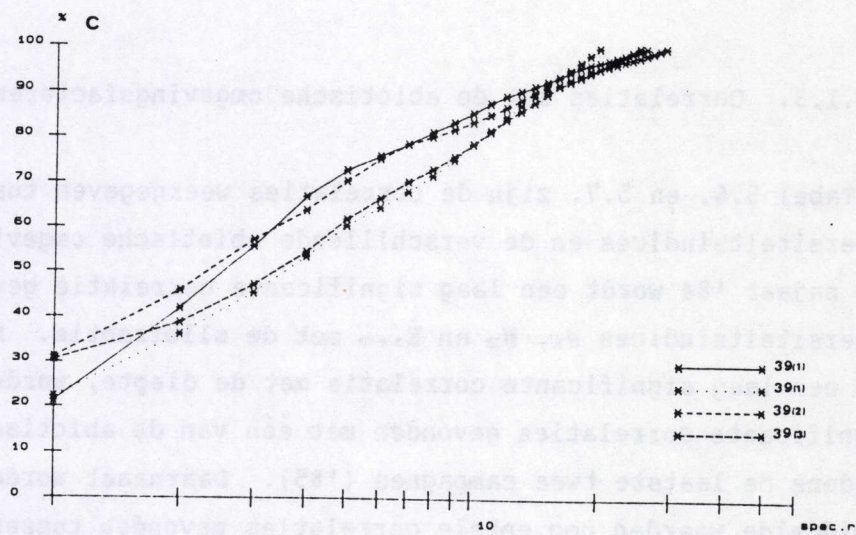
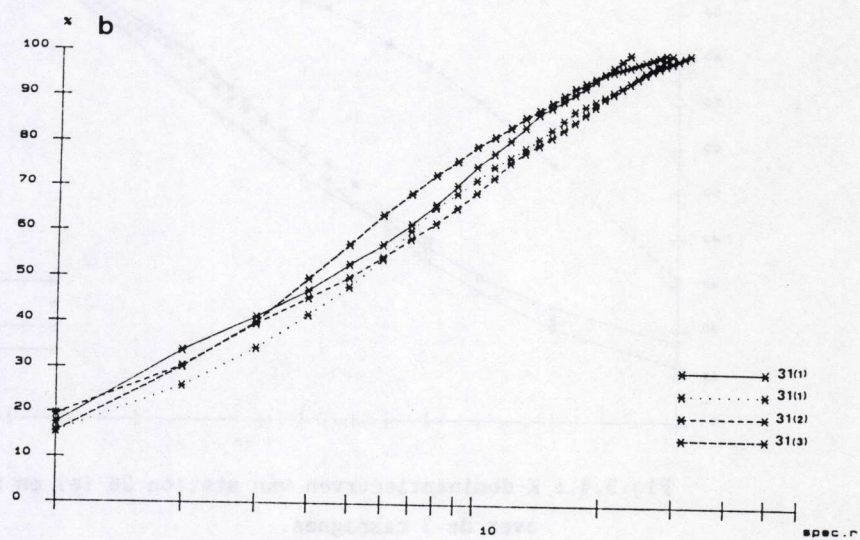
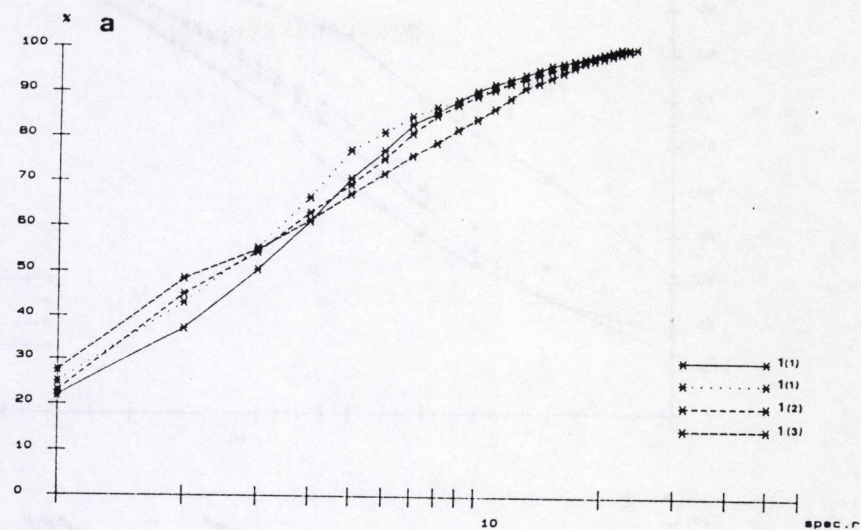


Fig.5.3.: K-dominantiecurven van station 1 (a), 31 (b) en 39 (c) over de 3 campagnes.



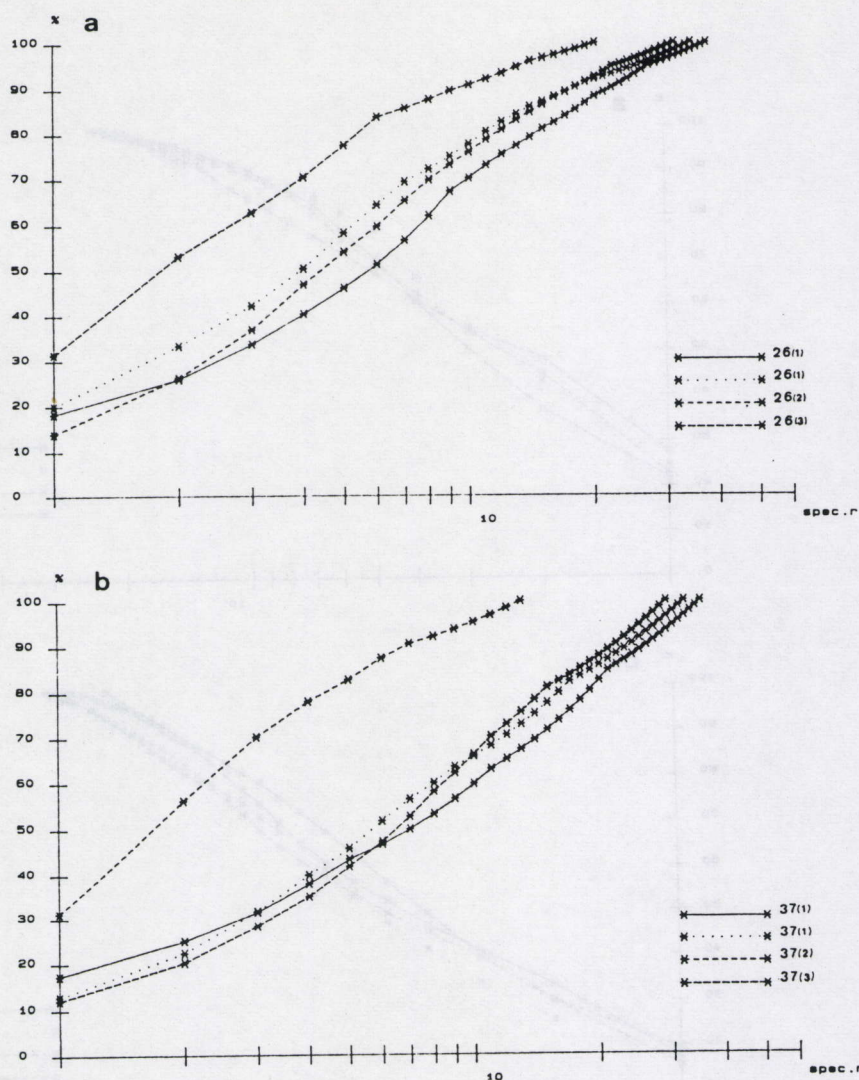


Fig.5.4.: K-dominantiecurven van station 26 (a) en station 37 (b) over de 3 campagnes.

#### 5.2.1.3. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren.

In Tabel 5.6. en 5.7. zijn de correlaties weergegeven tussen de diversiteitsindices en de verschillende abiotische omgevingsfactoren. In het najaar '84 wordt een laag significante correlatie gevonden voor de diversiteitsindices  $N_1$ ,  $N_2$  en  $E_{1,0}$  met de slibfractie. Met uitzondering van een laag significante correlatie met de diepte, worden er geen significante correlaties gevonden met één van de abiotische kenmerken tijdens de laatste twee campagnes ('85). Daarnaast worden op basis van gemiddelde waarden nog enkele correlaties gevonden tussen enerzijds het aantal soorten, de  $N_1$  index en de dominantie-index, en anderzijds de maximale stroomsnelheid ( $V_{max.}$ ). De dominantie-index is verder nog



gecorrleerd met het zwevende stofgehalte (zw.st.). De diversiteit neemt toe als de slibfractie afneemt, terwijl de dominantie meer uitgesproken wordt naarmate het zwevende stofgehalte en de maximale stroomsnelheid toenemen.

De drie stationsgroepen, die gevormd zijn op basis van significante verschillen tussen de stations (zie hoger), zijn voor geen enkele abiotische factor onderling significant verschillend (Tabel 5.8.).

In Tabel 3.3. (Hoofdstuk 3) zijn per station de gemiddelde waarden van de sortering en de slibfractie gegeven, samen met hun respectievelijke

	najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)		najaar '85 (n = 20)		3 campagnes (n = 60)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
$N_0$ - Md.( $\phi$ )	0.092	0.349	-0.123	0.302	-0.278	0.118	-0.124	0.172
sort.	0.142	0.275	-0.344	0.068	0.236	0.158	0.046	0.362
slib	-0.266	0.128	0.209	0.188	-0.333	0.075	-0.156	0.166
grint	-0.017	0.470	-0.244	0.150	0.128	0.295	-0.085	0.258
diepte	0.130	0.293	0.229	0.165	-0.394	0.042	-0.020	0.439
$N_1$ - Md.( $\phi$ )	0.030	0.449	-0.114	0.316	-0.281	0.115	-0.134	0.153
sort	0.062	0.397	-0.178	0.226	0.262	0.132	0.079	0.273
slib	-0.471	0.018	-0.105	0.329	-0.298	0.101	-0.299	0.010
grint	0.021	0.465	-0.312	0.090	0.103	0.332	-0.088	0.250
diepte	-0.125	0.299	-0.078	0.372	-0.330	0.078	-0.165	0.103
$N_2$ - Md.( $\phi$ )	0.063	0.394	-0.003	0.495	-0.280	0.115	-0.110	0.200
sort	-0.017	0.471	-0.223	0.172	0.239	0.154	0.056	0.335
slib	-0.514	0.010	-0.110	0.321	-0.289	0.108	-0.300	0.010
grint	0.0197	0.467	-0.321	0.083	0.064	0.393	-0.102	0.217
diepte	-0.163	0.245	-0.123	0.302	-0.303	0.097	-0.165	0.103
$E_{1:0}$ - Md.( $\phi$ )	0.099	0.339	-0.168	0.239	-0.110	0.321	-0.090	0.246
sort	-0.069	0.385	0.060	0.399	0.250	0.143	0.068	0.301
slib	-0.579	0.004	-0.326	0.080	-0.043	0.428	-0.269	0.019
grint	-0.061	0.389	-0.098	0.339	-0.171	0.233	-0.097	0.229
diepte	-0.417	0.043	-0.214	0.182	-0.048	0.420	-0.161	0.109
$E_{2:1}$ - Md.( $\phi$ )	0.278	0.117	-0.027	0.455	-0.067	0.389	0.030	0.408
sort	-0.467	0.019	0.117	0.311	0.159	0.251	-0.022	0.433
slib	-0.159	0.252	-0.252	0.142	0.052	0.413	-0.097	0.229
grint	-0.013	0.478	-0.065	0.391	0.072	0.381	0.026	0.419
diepte	-0.360	0.059	-0.147	0.267	0.294	0.104	-0.036	0.392

Tabel 5.6.: Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de diversiteitsindices en de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte) (p = significantie).



standaarddeviaties. Op basis van de standaarddeviaties van de sortering van het sediment en de slibfractie kunnen de stations onderverdeeld worden in twee groepen. De stations met een S.D. voor de sortering die groter is dan 0.13 en/of een S.D. voor de slibfractie die meer dan 50 % van de gemiddelde slibfractie bedraagt, worden arbitrair als onstabiel beschouwd. Dit zijn de stations 32, 43, 46, 55, 65, 67, 37, 45 en 54. Op basis van deze criteria is de samenstelling van het sediment van de overige stations stabiel.

	gem. (n = 20)	
	$r_s$	p
$N_0$ - Chl a	0.219	0.177
% zoetwater	-0.304	0.096
zwevende stof	-0.208	0.189
Vorb.	0.259	0.135
Vmax.	-0.392	0.043
$N_1$ - Chl a	0.257	0.137
% zoetwater	-0.329	0.078
zwevende stof	-0.329	0.078
Vorb.	0.317	0.086
Vmax.	-0.443	0.025
$E_1:O^-$ Chl a	0.123	0.302
% zoetwater	-0.339	0.071
zwevende stof	-0.327	0.079
Vorb.	0.312	0.090
Vmax.	-0.354	0.063
d - zwevende stof	0.440	0.026
Vmax.	0.488	0.014

Tabel 5.7.: Spearman rank correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de gemiddelde diversiteitsindices en de gemiddelde abiotische omgevingsfactoren (hydrodynamiek en waterkwaliteit) (p = significantie).

Door middel van een Kruskal Wallis-test (Tabel 5.9.) worden er significante verschillen gevonden tussen deze twee stationsgroepen voor de indices d,  $N_1$  en  $N_2$ . Het aantal soorten ( $N_0$ ) en de evennessindices zijn niet significant verschillend.



	N <sub>0</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		d	
	K	p	K	p	K	p	K	p
Sortering	0.525	0.760	0.196	0.900	0.007	0.990	1.316	0.510
Md. ( $\phi$ )	0.389	0.820	0.139	0.930	0.590	0.740	0.796	0.680
Slib %	3.571	0.160	3.861	0.145	2.955	0.220	2.419	0.290
Grint %	0.490	0.780	0.143	0.930	0.368	0.830	3.094	0.210
Chl a	4.099	0.120	0.665	0.710	1.271	0.530	0.191	0.900
% zoet water	2.336	0.310	2.112	0.340	1.057	0.580	1.971	0.373
zw. st.	0.360	0.830	2.529	0.320	0.851	0.650	3.857	0.145
Vorb.	3.119	0.210	1.587	0.450	1.718	0.420	0.431	0.800
Vmax.	3.304	0.190	5.829	0.054	1.442	0.480	2.599	0.270
Diepte	1.340	0.510	1.698	0.420	0.844	0.650	0.908	0.635
N <sub>0</sub>	15.621	0.000	12.963	0.002	10.335	0.006	6.989	0.030
N <sub>1</sub>	11.239	0.004	16.343	0.000	15.736	0.000	15.114	0.001
E <sub>1:0</sub>	4.454	0.108	11.847	0.003	13.828	0.001	16.227	0.000
F <sub>0</sub>	9.076	0.011	9.774	0.008	10.864	0.004	8.593	0.014
F <sub>1</sub>	2.013	0.365	7.423	0.024	9.927	0.007	12.749	0.002

Tabel 5.8.: Kruskal Wallis-test op basis van de abiotische omgevingsfactoren (sediment, waterkwaliteit en hydrodynamiek) en op basis van de diversiteitsindices (op soort- en op familieniveau) tussen de drie stationsgroepen, die voor elke diversiteitsindex zijn gevormd aan de hand van significante verschillen tussen de stations. Voor elke diversiteitsindex zijn telkens andere groepen gevormd (zie Tabel 5.4. en Fig.5.1.) (n = 20; p = significantie).

	K	p
N <sub>0</sub>	1.676	0.019
N <sub>1</sub>	4.365	0.037
N <sub>2</sub>	4.688	0.030
d	6.115	0.013
E <sub>1:0</sub>	3.765	0.052
F <sub>0</sub>	1.943	0.163
F <sub>1</sub>	1.053	0.305

Tabel 5.9.: Kruskal Wallis-test op basis van de diversiteitsindices (op soort- en familieniveau) tussen de 2 stationsgroepen, die zich onderscheiden aan de hand van de stabiliteit van hun sedimentsamenstelling over de 3 campagnes (zie Tabel 3.3.) (n = 20; p = significantie).



(a) Najaar '84

st.	F <sub>0</sub>			F <sub>1</sub>		
	A	B	gem.	A	B	gem.
1	11	10	10.5	4.33	3.97	4.15
3	12	11	11.5	5.40	6.60	6.00
11	14	13	13.5	8.71	7.36	8.03
18	11	11	11.0	6.60	5.70	6.15
24	11	11	11.0	6.60	6.60	6.60
25	15	14	14.5	9.27	7.80	8.53
26	14	12	13.0	7.36	6.27	6.81
28	9	10	9.5	3.63	4.12	3.87
31	10	12	11.0	7.01	7.80	7.40
32	11	13	12.0	7.01	6.27	6.64
37	15	14	14.5	10.53	8.71	9.62
39	12	13	12.5	6.60	6.27	6.43
43	10	9	9.5	5.40	3.82	4.61
45	11	13	12.0	5.16	6.27	5.71
46	9	12	10.5	3.82	5.16	4.49
54	12	13	12.5	7.01	4.49	5.75
55	9	12	10.5	3.82	5.95	4.88
63	11	14	12.5	9.27	8.71	8.99
65	9	9	9.0	5.95	3.63	4.79
67	13	14	13.5	7.80	7.36	7.58

(b) Voorjaar '85

st.	F <sub>0</sub>			F <sub>1</sub>		
	A	B	gem.	A	B	gem.
1	12	14	13.0	4.82	5.40	5.11
3	11	9	10.0	6.60	3.63	5.11
11	14	11	12.5	10.53	8.25	9.39
18	12	12	12.0	4.71	3.12	3.91
24	17	17	17.0	9.27	11.24	10.25
25	16	14	15.0	9.27	8.25	8.76
26	10	10	10.0	7.36	7.01	7.18
28	10	11	10.5	5.16	4.93	5.04
31	12	13	12.5	7.01	5.70	6.35
32	12	11	11.5	4.93	4.33	4.63
37	9	11	10.0	9.93	5.95	7.94
39	11	-	11.0	5.16	-	5.16
43	12	13	12.5	9.85	9.85	9.85
45	11	-	11.0	9.27	-	9.27
46	7	8	7.5	3.82	3.97	3.89
54	13	11	12.0	2.62	2.62	2.62
55	11	12	11.5	5.70	6.27	5.90
63	11	12	11.5	1.35	4.12	2.73
65	11	-	11.0	3.97	-	3.97
67	10	-	10.0	2.50	-	2.50

Tabel 5.10.: Diversiteitindices (F<sub>0</sub> = N<sub>0</sub> en F<sub>1</sub> = N<sub>1</sub>)

op familieniveau per replica (A en B) en per  
staalnamepunt (gem.) tijdens (a) het najaar '84  
en (b) het voorjaar '85.

		gem. (n = 20)		najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)	
		r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p	r <sub>s</sub>	p
d	N <sub>0</sub>	-0.676	0.001	-		-	
	N <sub>1</sub>	-0.936	0.001	-		-	
	E <sub>TO</sub>	-0.916	0.001	-		-	
F <sub>0</sub>	N <sub>0</sub>	0.681	0.001	-		-	
	N <sub>1</sub>	0.667	0.001	-		-	
	E <sub>TO</sub>	0.522	0.009	-		-	
F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	0.681	0.001	-		-	
	N <sub>0</sub>	0.481	0.016	0.744	0.001	-0.016	0.472
	N <sub>1</sub>	0.740	0.001	0.867	0.001	0.687	0.001
	E <sub>TO</sub>	0.827	0.001	0.737	0.001	0.846	0.001

Tabel 5.11.: Spearman rank-correlatiecoëfficiënten (r<sub>s</sub>) tussen  
de diversiteitsindices op soort- en familieniveau  
(d = dominantie-index op soortniveau; F<sub>0</sub> = N<sub>0</sub> op  
familieniveau, en F<sub>1</sub> = N<sub>1</sub> op familieniveau)  
(gem. = gemiddelde over de 3 respectievelijk  
2 campagnes; p = significantie; - is niet berekend)



## 5.2.2. Familiediversiteit

### 5.2.2.1. Correlaties met de soortendiversiteit

In Tabel 5.10. zijn voor de eerste twee campagnes de diversiteitsindices  $F_0$  (= aantal families) en  $F_1$  (=  $N_1$  op familieniveau) gegeven per replica en per staalname.

Beide diversiteitsindices ( $F_0$  en  $F_1$ ) zijn telkens hoog significant gecorreleerd met de diversiteit en evenness op soortniveau ( $N_1$ ,  $N_2$ ,  $d$ ,  $E_{1.0}$ ) (Tabel 5.11.).  $F_1$  is nog significant gecorreleerd met het aantal soorten tijdens het najaar '84.

#### 5.2.2.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

$F_1$  op familieniveau is tijdens het najaar '84 laag significant gecorreleerd met het percentage slib (Tabel 5.12.). Tijdens het voorjaar '85 wordt er geen enkele correlatie teruggevonden (Tabel 5.12.).

Er worden geen significante verschillen gevonden voor de diversiteit op familieniveau tussen de twee stationsgroepen, gevormd op basis van de stabiliteit van de sedimentsamenstelling (Tabel 5.9.).

## 5.3. Discussie

### 5.3.1. Relatie tussen de gemeenschapsparameters.

Zowel de Shannon-Wiener-index, als de diversiteitsreeks van Hill (1973) steunen op een negatieve correlatie tussen soortenrijkdom en dominantie. Vergelijking van de soortenabundantie-distributies van soortenarme gemeenschappen met die van soortenrijke gemeenschappen heeft immers geleid tot de generalisatie dat er minder numerisch dominante soorten zijn in soortenrijke gemeenschappen (Hill, 1973).

Deze hypothese wordt niet verworpen op basis van de nematodengemeenschappen van de Voordelta. De meest uitgesproken dominantie wordt gevonden in de minst soortenrijke gemeenschappen. De diversiteit ( $N_1$  en  $N_2$ ) is enerzijds negatief en hoog significant gecorreleerd met de dominantie ( $d$ ), en anderzijds positief en hoog significant met het aantal soorten ( $N_0$ ).

Het gebruik van evennessindices is minder aangewezen om een gemeenschap te karakteriseren (Hill, 1973, Edgar, 1983, Heip et al.,



gem.	najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)		najaar '85 (n = 20)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
$F_0$ - sort ( $\phi$ )	-0.111	0.482	-		-	
Md.(mm)	-0.156	0.255	-		-	
% slib	-0.100	0.336	-		-	
grint %	-0.190	0.210	-		-	
diepte	-0.030	0.449	-		-	
Chl a	0.122	0.303	-		-	
% zoetwater	-0.117	0.311	-		-	
zwevende stof	-0.012	0.479	-		-	
Vorb.	0.051	0.414	-		-	
Vmax.	-0.304	0.096	-		-	
$F_1$ - sort ( $\phi$ )	-0.099	0.338	0.014	0.476	0.213	0.183
Md.(mm)	-0.044	0.426	-0.044	0.426	0.282	0.114
slib %	-0.263	0.131	-0.506	0.011	-0.264	0.130
grint %	-0.132	0.289	-0.086	0.358	-0.026	0.456
diepte	-0.151	0.261	-0.139	0.279	-0.089	0.354
Chl a	0.055	0.408	-		-	
% zoetwater	-0.327	0.079	-		-	
zwevende stof	-0.236	0.158	-		-	
Vorb.	0.080	0.368	-		-	
Vmax.	-0.227	0.167	-		-	

Tabel 5.12.: Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de diversiteitsindices (op familieniveau) en de abiotische omgevingsfactoren (sediment, waterkwaliteit en hydrodynamiek) (p = significantie; - is niet berekend).

1988a). Indien niet alle soorten van een staal geteld zijn, nemen de evennessindices af met toenemende staalgrootte. Dit wordt bevestigd in de studie van de Voordelta waar  $E_{1,0}$  negatief en hoog significant gecorreleerd is met het aantal individuen (N) (Tabel 5.5.). Verder worden er tussen de 20 stations geen significante verschillen gevonden op basis van de gebruikte evennessindices. Evennessindices zijn moeilijk te interpreteren omdat ze van verschillende factoren tegelijk afhankelijk zijn waaronder de totale abundantie, de soortenrijkdom en de dominantie (Peet, 1975; Edgar, 1983).

Bij het berekenen van de soortendiversiteit wordt er geen rekening gehouden met de relatieve verschillen tussen de soorten. In



werkelijkheid is de diversiteit van een gemeenschap met  $n$  soorten, die allen tot eenzelfde familie behoren, lager (bijvoorbeeld op morfologisch, ecofysiologisch of trofisch vlak) dan die van een gemeenschap met  $n$  soorten die echter elk tot een andere familie behoren. In deze studie vertoont de diversiteit op familieniveau dezelfde trend als de soortendiversiteit (Fig. 5.5. en 5.6.). Zowel het aantal families, als de familiediversiteit bedragen meestal de helft tot een derde van het aantal soorten, respectievelijk de soortendiversiteit.

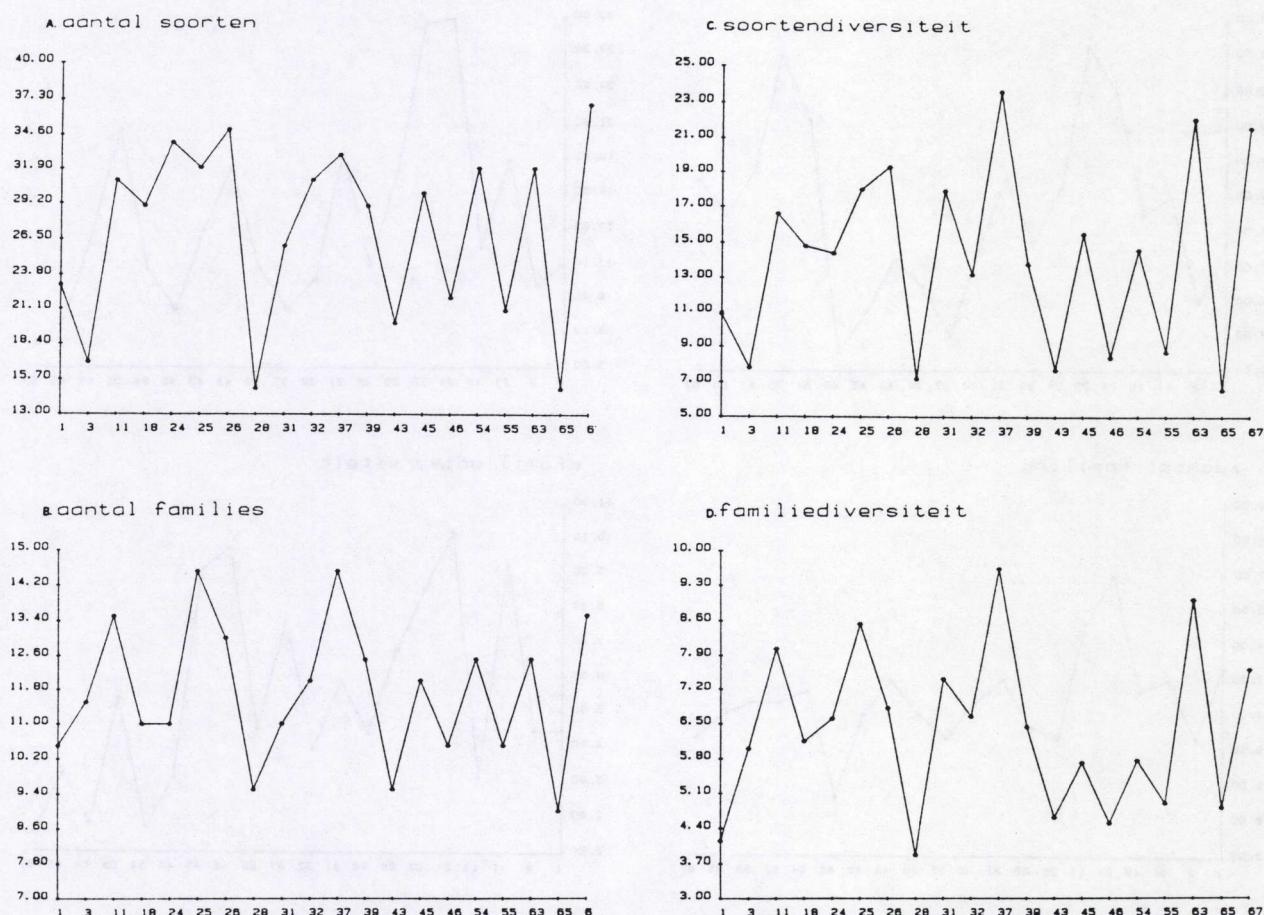


Fig.5.5.: Lijngrafiek van het aantal soorten (a), het aantal families (b), de soortendiversiteit ( $N_1$  : c) en de familiediversiteit ( $F_1$  : d) over de 20 stations tijdens het najaar '84.

Niettegenstaande de hoog significante correlatie tussen de diversiteit op beide taxonomische niveaus, worden voor de familiediversiteit geen correlaties met de abiotische omgeving gevonden. Op soortniveau is de beschikbare informatie over de gemeenschapsstructuur in relatie tot het habitat veel uitgebreider, en in het geval van de Voordelta is een analyse op familieniveau onvoldoende.



Heip et al. (1988b) vinden, met uitzondering van de  $N_2$  index, dezelfde patronen op soort- en familieniveau voor de nematodengemeenschappen van de Frierfjord/Langesundfjord, waarbij volgens de auteurs pas een belangrijke hoeveelheid informatie verloren gaat op subordonniveau. Deze studie is echter beperkt tot zes stations, waarvan slechts één station zich uitgesproken onderscheidt op abiotisch vlak, en bijgevolg ook op biotisch niveau.

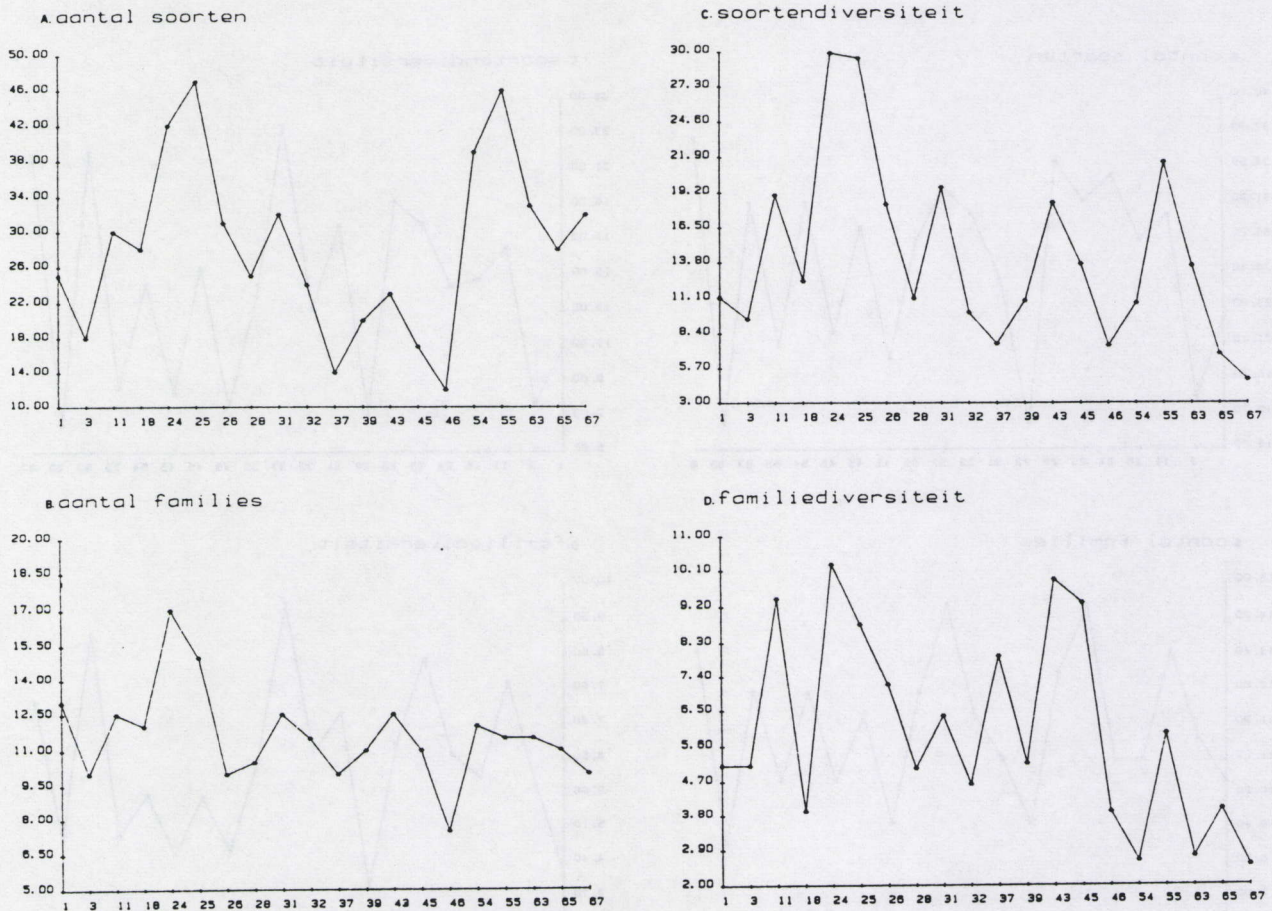


Fig.5.6.: Lijngrafiek van het aantal soorten (a), het aantal families (b), de soortendiversiteit ( $N_1$  : c) en de familiediversiteit ( $F_1$  : d) over de 20 stations tijdens het voorjaar '85.



### 5.3.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren.

#### 5.3.2.1. Sedimentsamenstelling

De diversiteit is lager in slib dan in slibrijk zand of in grof zand (Wieser, 1960; Hopper en Meyers, 1967; Warwick en Buchanan, 1970; Ward, 1973; Heip en Decraemer, 1974; Lorenzen, 1974; Juario, 1975; Tietjen, 1976, 1977, 1980a; Willems et al., 1982a). Volgens Juario (1975) is de diversiteit maximaal in fijn zand, en kunnen de verschillende sedimentstypen op basis van de gemiddelde diversiteit gerangschikt worden van fijn zand, over grof zand en slibrijk zand tot slib.

De lage diversiteit in slib en de hoge diversiteit in fijn zand wordt verklaard aan de hand van de ruimtelijke heterogeniteit, en daaraan gecorreleerd het aanbod aan microhabitaten en ecologische niches (Warwick en Buchanan, 1970; Heip en Decraemer, 1974; Willems et al., 1982a). De homogeniteit van het substraat neemt toe naarmate de slibfractie

Md (mm)	% slib	H	H'	J	auteur
0.120	83.8	1.22		0.51	Heip en Decraemer, 1974
0.134	31	1.40		0.57	"
0.163	3	2.95		0.76	"
0.257	0.5	3.69		0.82	"
0.312	0.7	4.18		0.86	"
0.007-0.026	>79		1 - 2	0.56-0.75	Tietjen, 1977
0.058-0.093	31-64		1.5- 3	0.71-0.82	"
0.122-0.222	12-24		2.3- 3	0.76-0.85	"
0.277-0.490	2-12		1.5- 3	0.57-0.89	"
	23-24		2-2.3	0.75-0.77	Tietjen, 1980a
	13		2.68	0.82	"
	2-4		2.4- 3	0.75-0.92	"
	1		2.95	0.85	"
0.188-0.684	0		3 -4.6	0.75-0.92	Willems et al., 1982a
0.084-0.100	23-26		4.30	0.67	Juario, 1975
fijn zand			5 -5.3	0.85-0.87	Boucher, 1980a
fijn zand			5.38	0.78	Lorenzen, 1974
grof zand			5.11	0.83	"
	slib		2.55	0.54	"
fijn-medium	0-30		1 - 5		deze studie
zand	(gem.)		gem.3.8		

Tabel 5.13.: Literatuuroverzicht van de diversiteit (H en H') en evenness (J) van sublittorale, mariene nematoden-gemeenschappen.



toeneemt. Het slib vult de interstitiële ruimte op met als gevolg een vermindering van de ruimtelijke heterogeniteit en een reductie van het aantal niches (Juario, 1975).

De resultaten van deze studie zijn in overeenstemming met de diversiteit die in ander sublittorale gebieden wordt aangetroffen (Tabel 5.13.). De correlatie met de samenstelling van het sediment is echter minder uitgesproken in de Voordelta. Er wordt geen correlatie gevonden met de mediane korrelgrootte; en  $N_1$ ,  $N_2$ , en  $E_{1.0}$  zijn slechts laag significant gecorreleerd met de slibfractie tijdens de eerste campagne. Waarschijnlijk is de sedimentsgradiënt in de Voordelta te homogeen om correlaties te vinden. Bovendien is de variabiliteit van andere abiotische factoren waaronder hydrodynamiek en saliniteit te groot, waardoor het effect van de sedimentsamenstelling gemaskeerd wordt.

#### 5.3.2.2. Stabiliteit van de omgeving

Een maat voor de stabiliteit van de omgeving is de statistische variatie van abiotische factoren (Holling, 1973). Hiermee worden de onvoorspelbare variaties in het milieu bedoeld.

In deze studie wordt de standaardafwijking van de slibfractie en van de sortering gebruikt als maat voor de stabiliteit van het sediment. Beide sedimentskarakteristieken zijn afhankelijk van de hydrodynamiek van het milieu, en worden gekenmerkt door de grootste temporele fluctuaties in de Voordelta.

De significant lagere diversiteitsindices ( $N_1$ ,  $N_2$  en  $d$ ) in de stations met de minst stabiele sedimentsamenstelling (Fig.5.7.) doen veronderstellen dat onstabiliteit van het milieu de diversiteit reduceert. Het effect van deze stressfactor uit zich eerder via een toename van de dominantie, dan door de reductie van het aantal soorten, welke niet significant verschillen tussen de twee groepen.

Verder zijn de diversiteitsindices ( $N_0$ ,  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $d$ ) negatief gecorreleerd met de maximale stroomsnelheid, en zijn  $N_2$  en  $d$  negatief, respectievelijk positief, gecorreleerd met het zwevende stofgehalte. De correlatie van  $N_2$  en  $d$  met het gehalte aan zwevende stof bevestigt een meer uitgesproken effect van de verstoring op de dominantie dan op het aantal soorten.



## Diversiteit N1

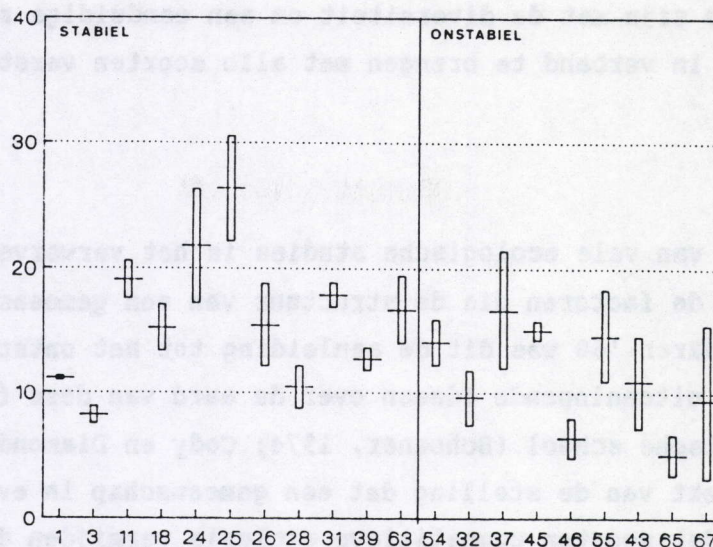


Fig.5.7.: Gemiddelde diversiteit ( $N_1$ ) ( $\pm S.F.$ ) per station.

De stations zijn onderverdeeld in de 2 groepen op basis van de stabiliteit van hun sedimentsamenstelling.

Niet-parametrische testen (Kruskal Wallis-test en Spearman rank-correlatie) tonen aan dat er een significante tendens bestaat naar een reductie van de diversiteit en een minder uitgesproken dominantie, naarmate de hydrodynamische verstoring intenser wordt. Vooral de verstoorde stations 32, 43 en 46 van de Oosterscheldegeul, en de stations 65 en 67 uit de Westerscheldemonding zijn gekenmerkt door een lage diversiteit en een uitgesproken dominantie, waarbij uitsluitend station 32 ononderbroken wordt gekenmerkt door een slibrijk sediment (zie correlatie van de diversiteit met sedimentsamenstelling).

Van Damme et al. (1980) en Heip et al. (1979) suggereerden reeds een verband tussen de lagere soortendiversiteit in respectievelijk de Ooster- en de Westerscheldemonding, en de hogere turbulentie en onstabiele sedimenten in deze gebieden.

In station 37 en station 67, ter hoogte van respectievelijk de Oosterschelde- en Westerscheldemonding, is de diversiteitsindex echter gekenmerkt door grote fluctuaties (Fig.5.7.). Zo worden tijdens het najaar van '84 relatief diverse gemeenschappen gevonden in station 67 ( $N_1 = 21.5$ ). Ook in station 37 worden niettegenstaande de onstabiele van het substraat (sortering) en het hoog zwevende stofgehalte, relatief



diverse gemeenschappen gevonden tijdens beide najaarscampagnes. Er zijn teveel abiotische factoren die interageren met elkaar, en die al of niet gecorreleerd zijn met de diversiteit om een eenduidige reductie van de diversiteit in verband te brengen met alle soorten verstoring die kunnen optreden.

Het doel van vele ecologische studies is het verwerven van inzicht in de aard van de factoren die de structuur van een gemeenschap bepalen. Tijdens de jaren '60 was dit de aanleiding tot het ontstaan van twee scholen met uiteenlopende ideeën over de aard van deze factoren. De deterministische school (Schoener, 1974; Cody en Diamond, 1975; Diamond, 1978) vertrekt van de stelling dat een gemeenschap in evenwicht is. Dit wil zeggen dat soorten competitieve exclusie vermijden door nichedifferentiatie. Deze school beschouwt dus biologische interacties als de belangrijkste structurerende factoren in een gemeenschap. Daartegenover staat de stochastische school (May, 1973; Wiens, 1977; Connell, 1978; Connor en Simberloff, 1979 en Strong, 1984), die het standpunt verdedigt dat de gemeenschap een toevallige collectie is van populaties met een zelfde respons op meestal onvoorspelbare veranderingen in de omgeving. De gemeenschap bereikt dus nooit een evenwicht omwille van de fysische en de chemische instabiliteit van het milieu. De controverse tussen deze twee scholen werd slechts recent gedeeltelijk bijgelegd op basis van de hypothese dat de structuur van natuurlijke gemeenschappen een gradiënt vertoont met aan het ene uiterste een 'non-equilibrium'-gemeenschap, gestructureerd door stochastische abiotische factoren, en aan het ander uiterste een 'equilibrium' - gemeenschap, gestructureerd door deterministische biotische factoren (Wiens, 1984; Schoener, 1986 : in Maurer, 1987).

Belangrijke aspecten in het kader van deze discussie zijn de soortendiversiteit en de dominantie. Volgens Margalef (1969) onderscheiden een pioniers- en een climaxgemeenschap zich vooral op basis van hun lage, respectievelijk hoge, diversiteit. Bovendien is de eerste gekenmerkt door een grote variatie in densiteiten, terwijl in de climaxgemeenschap het aantal individuen relatief constant blijft (Margalef, 1969). Daar waar oorspronkelijk algemeen aanvaard werd dat de onvoorspelbare onstabiliteit van de omgeving de diversiteit reduceert, terwijl de diversiteit maximaal is als gevolg van biologische interacties in afwezigheid van verstoring (= stability time hypothese van Sanders



1968; Slobodkin en Sanders, 1969), wordt recent dit concept steeds meer in vraag gesteld (o.a. Caswell, 1976; Huston, 1979; Routledge, 1980; Hughes, 1984 en Frontier, 1985) en wordt niet langer verwacht dat de diversiteit maximaal is in afwezigheid van verstoring.

Vincx (1986a) geeft een literatuuroverzicht van de verschillende hypothesen over de relatie tussen de diversiteit en de stabiliteit. Hierin wordt de discussie in hoeverre de stabiliteit van de omgeving aanleiding geeft tot diversiteit van de gemeenschap samengevat onder twee visies : enerzijds die van Pielou (1975), die stelt dat een stabiele gemeenschap, gekenmerkt door een grote diversiteit, geassocieerd is met een stabiele omgeving; anderzijds die van Connell (1979), volgens wie verstoring van het milieu de oorzaak is van een grotere diversiteit. Vincx (1986a) besluit dat beide visies aanvaardbaar zijn, maar suggereert dat een hoge diversiteit vooral wordt gevonden bij intermediaire verstoring.

Volgens Hughes (1984) (van wie de visie nog niet in dit overzicht werd behandeld), die een model ontwikkelde voor de beschrijving van de dynamiek van mariene benthische gemeenschappen, neemt het aantal soorten aanvankelijk sterk toe in een jonge gemeenschap. Als de densiteit stijgt, worden sommige soorten dominant en worden competitief minderwaardige soorten geëlimineerd, waardoor de diversiteit afneemt. Wanneer de densiteit van de gemeenschap wordt gereduceerd als gevolg van verstoring wordt de nieuwe beschikbare plaats meestal gekoloniseerd door opportunistische soorten die zich snel reproduceren. Bijgevolg neemt de diversiteit en de densiteit van de gemeenschap terug toe. Deze voorspellingen zijn in overeenstemming met de hypothese van Connell (1978) en van Huston (1979) (waarin wordt gesteld dat intermediaire verstoring de soortendiversiteit onderhoudt), en met het neutraal model van Caswell (1976), waaruit zou blijken dat de diversiteit wordt gereduceerd onder invloed van biologische interacties.

Volgens Routledge (1980) zijn in kleine geïsoleerde gemeenschappen, wanneer de omgeving ongunstig wordt, enkele soorten zeer dominant, terwijl een groot aantal soorten op de rand van extinctie overleven. Dergelijke structuur wordt echter evengoed aangetroffen in onverstoorde gemeenschappen (Hughes, 1984). Routledge wijst er echter op dat te veel gebruik wordt gemaakt van weinig plastische eenzijdige benaderingen van de werkelijkheid. Recent wordt er steeds meer geconcludeerd dat geen enkel model adequaat genoeg is om de structuur van elke biologische gemeenschap te beschrijven. Zowel fysische als biologische factoren



interageren immers op een zeer complexe wijze die niet voorspelbaar is door enig bestaand model (Routledge, 1980; Edgar, 1983; Hughes, 1984; Strong, 1984; McGuinness, 1987 en Maurer, 1987). Verstoring van het milieu heeft meestal een zelfde effect, namelijk organismen sterven af of migreren waardoor ecologische ruimte vrijkomt. De uiteindelijke structuur van een gemeenschap wordt echter ook bepaald door de aanwezige soorten, en door de interactie met andere omgevingsfactoren naast verstoring (McGuinness, 1987).

De relatie tussen diversiteit en verstoring van het milieu in de Voordelta komt verder nog uitgebreid aan bod in Hoofdstuk 7 waar de soortensamenstelling wordt besproken in relatie tot onder andere de continuïteit van het voedselaanbod, en in Hoofdstuk 11 dat handelt over het effect van vervuiling op de structuur van de nematodengemeenschappen.

#### 5.3.2.3. Saliniteit

Benthische brakwaterfauna's zijn minder soortenrijk dan mariene of zoetwatergemeenschappen (Remane, 1934). Gerlach (1953, 1954) bevestigde dit voor nematoden. Algemeen wordt er een minimum aantal soorten gevonden bij een saliniteit van 3 tot 7 pro mille .

In station 3, gekenmerkt door de grootste zoetwaterinput, wordt een typische brakwaterfauna gevonden (zie Hoofdstuk 7). Dit is meest waarschijnlijk de verklaring voor de relatief uitgesproken dominantie en de lage diversiteit (Fig. 5.7.) in dit station. In de overige stations wordt er geen saliniteitsreductie waargenomen tijdens de studieperiode.

#### 5.4. Samenvatting en besluiten (Fig.5.8.)

- Aangezien de evennessindices niet significant verschillen tussen de stations, worden ze niet als relevant beschouwd om de nematodengemeenschappen van de Voordelta te karakteriseren.
- De minst soortenrijke gemeenschappen zijn gekenmerkt door de meest uitgesproken dominantie.
- Er wordt geen uitgesproken correlatie gevonden met de samenstelling van het sediment. De diversiteit is slechts laag significant gecorreleerd met de slibfractie, waarbij de grootste diversiteit wordt gevonden in de slibarmste substraten.



- Er worden significant lagere diversiteitsindices gevonden in de Westerscheldemonding, de Oosterscheldemonding en enkele naburige platen, welke gekenmerkt zijn door de meest onstabiele sedimentsamenstelling, het grootste zwevende stofgehalte, en de grootste stroomsnelheden. Hydrodynamische verstoring heeft een meer uitgesproken effect op de toename van de dominantie, dan op het aantal soorten.
- In station 3, ter hoogte van de Haringvlietsluizen, is de diversiteit geringer, waarschijnlijk als gevolg van een verhoogde zoetwatertoevoer.

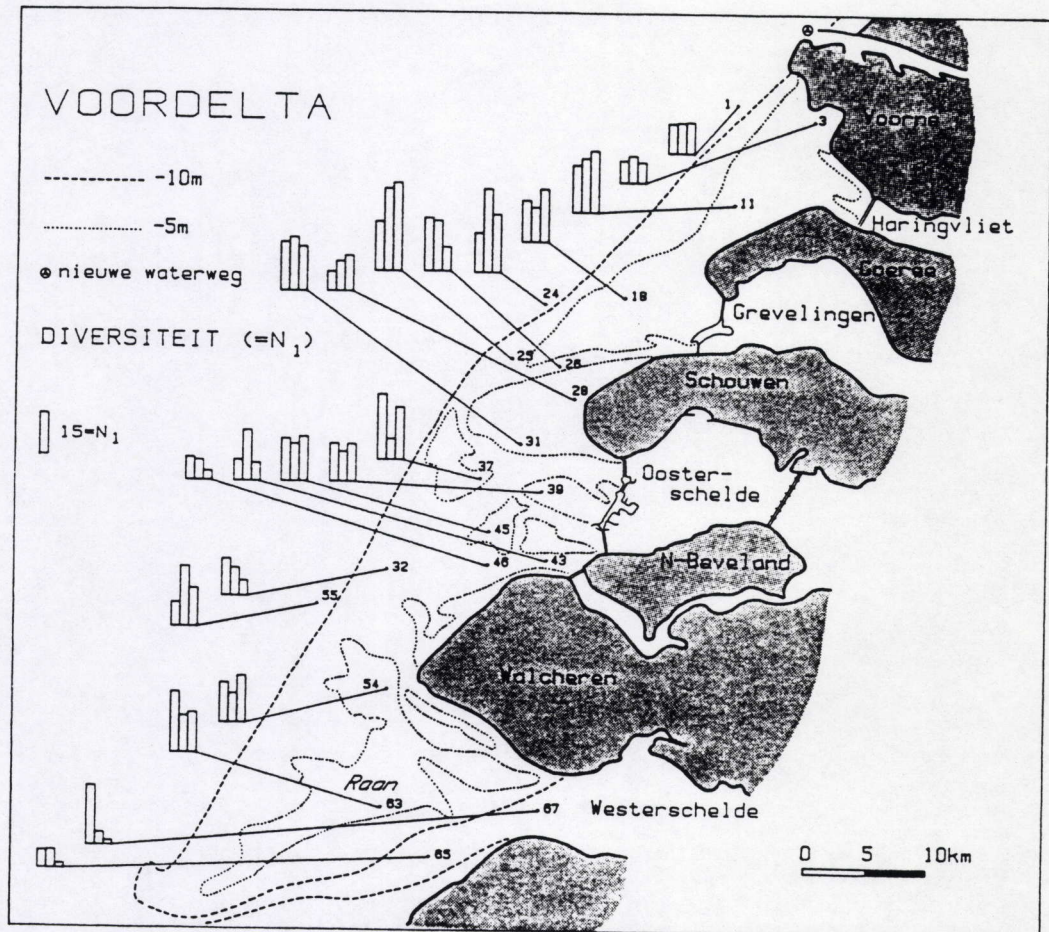


Fig.5.8.: De diversiteit ( $N_1$ ) in de Voordelta tijdens (in volgorde) het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85.







## 6. SOORTENSAMENSTELLING

### 6.1. Inleiding

De 14541 op soort gebrachte individuen behoren tot 242 soorten, 90 genera en 29 families. Naast systematisch (zie paragraaf 6.2.; naar de classificatie van Lorenzen, 1981) zijn alle soorten ook alfabetisch geordend (Tabel 6.1.). In deze tabel is voor elke soort aangeduid in hoeveel replica's (maximaal 99) ze wordt teruggevonden en tot welk voedingstype ze behoort. De soorten- en familielijsten per replica, met vermelding van de relatieve abundanties en de voedingstypes, liggen ter inzage op het Laboratorium voor Morfologie en Systematiek der Dieren, Rijksuniversiteit Gent (als addendum van deze verhandeling).

### 6.2. Systematische lijst

#### CL. ADENOPHOREA

##### SUBCL. CHROMADORIA Pearse, 1942

##### -O. CHROMADORIDA Filipjev, 1929

##### .S.O. CHROMADORINA Filipjev, 1929

##### Superfam. Chromadoroidea Filipjev, 1917

##### \* FAM. Chromadoridae Filipjev, 1917

##### SUBFAM. Chromadorinae Filipjev, 1917

*Chromadora spec.A* Bastian, 1865  
*Chromadorella salicaniensis* Boucher, 1976  
*Chromadorina aff.bergensis* (Allgen, 1932)  
*Prochromadorella attenuata* (Gerlach, 1952)  
*P. ditlevseni* (de Man, 1922)  
*P. longicaudata* (Kreiss, 1929)

##### SUBFAM. Hypodontolaiminae De Coninck, 1965

*Chromadorita nana* Lorenzen, 1973  
*C. obliqua* (Gerlach, 1953)  
*Dichromadora cephalata* (Steiner, 1916)  
*D. cucullata* Lorenzen, 1976  
*D. hyalocheile* (De Coninck en Stekhoven, 1933)  
*D. nov. spec. A*



- D. nov. spec. B
- D. nov. spec. 1
- Hypodontolaimus setosus (Butschli, 1874)
- H. nov. spec. A
- H. nov. spec. B.
- H. nov. spec. 1
- Karkinochromadora lorenzini Jensen, 1980
- Neochromadora munita Lorenzen, 1972
- N. poecilosoma (de Man, 1893)
- N. trichophora (Steiner, 1921)
- N. nov. spec. A
- N. nov. spec. 1
  
- \*FAM. Ethmolaimidae Filipjev en Stekhoven, 1941
- SUBFAM. Neotonchinae Wieser en Hopper, 1966
- Gomphonema spec. A Wieser en Hopper, 1966
- Neotonchus spec. A Cobb, 1933
- Filitonchus spec. 1 Platt, 1982
  
- \*FAM. Cyatholaimidae Filipjev, 1918
- SUBFAM. Pomponematinae Gerlach en Riemann, 1973
- Pomponema aff. clavicaudatum (Stekhoven, 1935)
- P. elegans Lorenzen, 1972
- P. loticum Lorenzen, 1972
- P. aff. compactum Lorenzen, 1972
- P. aff. sedecima Platt, 1973
- P. spec. A
  
- SUBFAM. Paracanthonchinae De Coninck, 1965
- Paracanthonchus longicaudatus Warwick, 1971
- P. longus Allgen, 1934
- P. thaumasius (Schulz, 1932)
- Paracyatholaimus pentodon Riemann, 1966
  
- SUBFAM. Cyatholaiminae Filipjev, 1918
- Paralongicyatholaimus macramphis Lorenzen, 1972
- P. minutus Warwick, 1971
  
- \*FAM. Selachinematidae Cobb, 1915
- Gammanema conicauda Gerlach, 1953
- G. spec. A
- Latronema abberans (Allgen, 1934)
- Richtersia deconincki Vincx, 1981
- R. inaequalis Riemann, 1966
- R. spec. A
- R. spec. B
- Synonchiella riemanni Warwick, 1970



Superfam. Desmodoroidea Filipjev, 1922

\*FAM. Desmodoridae Filipjev, 1922

SUBFAM. Desmodorinae Filipjev, 1922

*Desmodora schulzi* Gerlach, 1950  
*D. spec.* 1

SUBFAM. Spiriniinae Gerlach en Murphey, 1965

*Chromaspirina chabaudi* Boucher, 1975  
*C. parapontica* Luc en De Coninck, 1959  
*C. pellita* Gerlach, 1954  
*C. renaudae* Boucher, 1975  
*C. nov. spec.* 2  
*C. spec.* 1  
*Onyx perfectus* Cobb, 1891  
*Sigmaphoranema rufum* (Cobb, 1933)  
*Spirinia laevioides* Gerlach, 1963  
*S. laevis* (Bastian, 1865)  
*S. parasitifera* (Bastian, 1865)  
*S. aff. laevioides* Gerlach, 1963

SUBFAM. Pseudonchinae Gerlach en Riemann, 1973

*Pseudonchus deconincki* Warwick, 1969  
*P. pachysetosus* Blome, 1982

SUBFAM. Stilbonematinae Chitwood, 1936

*Eubostrichus parasitiferus* Chitwood, 1936  
*Leptonemella aphanothecae* Gerlach, 1950

SUBFAM. Molgolaiminae Jensen, 1978

*Molgolaimus cuanensis* (Platt, 1973)

Superfam. Microlaimoidea Micoletzky, 1922

\*FAM. Microlaimidae Micoletzky, 1922

*Bolbolaimus dentatus* (Allgen, 1935)  
*B. riemanni* (Riemann, 1966)  
*B. teutonicus* (Riemann, 1966)  
*Calomicrolaimus honestus* (de Man, 1922)  
*C. parahonestus* (Gerlach, 1950)  
*Microlaimus acinaces* Warwick en Platt, 1973  
*M. conothelis* (Lorenzen, 1973)  
*M. conspicuus* Lorenzen, 1973  
*M. marinus* (Schulz, 1932)



M. ostracion Stekhoven, 1935

\* FAM. Monoposthiidae Filipjev, 1934

*Monoposthia mirabilis* Schulz, 1932

.S.O LEPTOLAIMINA Lorenzen, 1981

\* FAM. Leptolaimidae Orley, 1880

SUBFAM. Leptolaiminae Orley, 1880

*Leptolaimus ampullaceus* Warwick, 1970

*L. elegans* (Stekhoven en De Coninck, 1933)

*L. nov. spec. A*

*L. nov. spec. B*

*L. spec. C*

*Dagda bipapillata* Southern, 1914

*Rhabdinema flexile* Cobb, 1920

*Stephanolaimus bicoronatus* Boucher en Helleouet, 1977

*S. aff. bicoronatus* Boucher en Helleouet, 1977

*S. elegans* Ditlevsen, 1918

*S. flevensis* Stekhoven, 1935

*S. aff. gandavensis* (Jensen, 1976)

*S. aff. spartinae* Lorenzen, 1969

SUBFAM. Camacolaiminae Micoletzky, 1924

*Camacolaimus longicauda* de Man, 1922

*C. tardus* de Man, 1889

\* FAM. Aegialoalaimidae Lorenzen, 1981

*Cyartonema spec. 1* Cobb, 1920

*C. spec. A*

*C. spec. B*

*C. spec. C*

*C. spec. D*

\* FAM. Ceramonematidae Cobb, 1933

*Dasynemoides albaensis* (Warwick en Platt, 1973)

*D. Spec. A*

*Metadasynemoides spec. A* Haspeslagh, 1973

\* FAM. Tubolaimoidae Lorenzen, 1981

*Tubolaimoides tenuicaudatus* (Allgen, 1934)

*Chitwoodia spec. A* Gerlach, 1956



Superfam. Monhysteroidea de Man, 1876

\* FAM. Xyalidae Chitwood, 1951

- Ammotheristus* aff. *helgolandicus* (Riemann, 1967)  
*Cobbia trefusiaeformis* de Man, 1907  
*Daptonema elegans* (Kreiss, 1929)  
*D. fistulatum* (Wieser en Hopper, 1967)  
*D. flagellicauda* (Lorenzen, 1973)  
*D. gelana* Warwick en Platt, 1973  
*D. hirsutum* (Vitiello, 1967)  
*D. kornoeense* (Allgen, 1929)  
*D. nanum* (Lorenzen, 1972)  
*D. normandicum* (de Man, 1890)  
*D. proprium* (Lorenzen, 1972)  
*D. riemanni* Platt, 1973  
*D. stylosum* Lorenzen, 1973  
*D. svalbardense* (Gerlach, 1956)  
*D. tenuispiculum* (Ditlevsen, 1918)  
*D. trichinum* (Gerlach, 1956)  
*D. xyaliforme* (Wieser en Hopper, 1967)  
*D. spec. A*  
*D. spec. B*  
*Gonionchus inaequalis* Warwick en Platt, 1973  
*G. longicaudatus* (Ward, 1972)  
*G. villosus* Cobb, 1920  
*G. aff. paravillosus* Blome, 1982  
*G. novo. spec. 1*  
*Metadesmolaimus aduncus* Lorenzen, 1974  
*M. gaelicus* Platt, 1983  
*M. hamatus* (Gerlach, 1956)  
*M. pandus* Lorenzen, 1972  
*M. varians* Lorenzen, 1972  
*M. spec. nov.*  
*M. spec. A*  
*Paramonhystera spec. A* Steiner, 1916  
*Rhynchonema lyngei* (Allgen, 1940)  
*R. megamphida* Boucher, 1974  
*R. scutatum* Lorenzen, 1972  
*R. quemer* Boucher, 1974  
*R. aff. quemer* Boucher, 1974  
*R. spec. A*  
*Stylotheristus mutilus* (Lorenzen, 1973)  
*Theristus acer* Bastian, 1865  
*T. interstitialis* Warwick, 1970  
*T. macer* Lorenzen, 1973  
*T. pertenuis* Bresslau en Stekhoven, 1933  
*T. aff. roscoffiensis* Vitiello, 1967  
*T. spec. A*  
*T. spec. B*  
*Trichotheristus mirabilis* (Stekhoven en  
De Coninck, 1933)  
*Valvaelaimus maior* (Gerlach, 1956)



*Xyala striata* Cobb, 1920

- \* FAM. Sphaerolaimidae Filipjev, 1918
- SUBFAM. Sphaerolaiminae Filipjev, 1918

*Sphaerolaimus gracilis* de Man, 1876  
*S. ostrea* Filipjev, 1918  
*S. aff. ostrea* Filipjev, 1918

Superfam. Siphonolaimoidea Filipjev, 1918

- \* FAM. Siphonolaimoidae Filipjev, 1918

*Siphonolaimus ewensis* Warwick en Platt, 1973

- \* FAM. Linhomoeidae Filipjev, 1922
- SUBFAM. Desmolaiminae Schneider G., 1926

*Desmolaimus zeelandicus* de Man, 1880  
*D. spec. A*  
*D. spec. B*  
*Metalinhomoeus biformis* Juario, 1974  
*M. spec. A*

SUBFAM. Eleutherolaiminae Gerlach en Riemann, 1973

*Eleutherolaimus riemanni* Blome, 1982  
*E. stenosoma* (de Man, 1907)  
*E. spec. A*  
*Eumorpholaimus sabulicolus* Schulz, 1932

SUBFAM. Linhomoeinae Filipjev, 1922

*Disconema spec. A* Filipjev, 1918  
*Paralinhomoeus lepturus* (de Man, 1907)  
*P. uniovarium* Warwick, 1970  
*P. spec. A*  
*P. spec. B*

Superfam. Axonolaimoidea Filipjev, 1918

- \* FAM. Axonolaimidae Filipjev, 1918

*Ascolaimus elongatus* (Butschli, 1874)  
*Axonolaimus aff. arcuatus* Stekhoven, 1950  
*A. helgolandicus* Lorenzen, 1972  
*A. orcombensis* Warwick, 1970  
*Odontophora aff. exharena* Warwick en Platt, 1973  
*O. ornata* Lorenzen, 1972  
*O. paravilloti* Blome, 1982



*O. phalarata* Lorenzen, 1972  
*O. rectangula* Lorenzen, 1972  
*O. spec. A*

\* FAM. Comesomatidae Filipjev, 1918  
SUBFAM. Sabatieriinae Filipjev, 1918

*Sabatieria celtica* Southern, 1914  
*S. granulosa* Vitiello en Boucher, 1971  
*S. longispinosa* Lorenzen, 1972  
*S. punctata* (Kreis, 1924)  
*S. aff. longispinosa* Lorenzen, 1972  
*Setosabatieria hilarula* (de Man, 1922)  
*Paramesonchium belgicum* Jensen, 1976

\* FAM. Diplopeltidae Filipjev, 1918  
SUBFAM. Diplopeltinae Filipjev, 1918

*Diplopeltula lucanica* Boucher en Helleouet, 1977  
*D. ostrita* Boucher en Helleouet, 1977  
*D. aff. ostrita* Boucher en Helleouet, 1977  
*D. spec. A*  
*D. nov. spec. A*

SUBCL. ENOPLIA Pearse, 1942

-O. ENOPLIDA Filipjev, 1929

.S.O. ENOPLINA Chitwood en Chitwood, 1937

Superfam. Enoploidea Dujardin, 1845

\* FAM. Thoracostomopsidae Filipjev, 1927  
SUBFAM. Enoplolaiminae De Coninck, 1965

*Enoploides aff. gryphus* Wieser en Hopper, 1967  
*E. spiculohamatus* Schulz, 1932  
*E. aff. labiatus* (Butschli, 1874)  
*Enoplolaimus denticulatus* Warwick, 1970  
*E. propinquus* de Man, 1922  
*Epacanthion galeatum* Boucher, 1978  
*E. gorganocephalum* Warwick, 1970  
*Mesacanthion africanthiiforme* Warwick, 1970  
*M. aff. audax* (Ditlevsen, 1918)  
*M. diplechma* (Southern, 1914)  
*M. spec. A*  
*Oxyonchus culcitatus* Wieser, 1959  
*O. dentatus* (Ditlevsen, 1918)  
*O. spec. 1*



- \* FAM. Anoplostomatidae Gerlach en Riemann, 1974
  - SUBFAM. Anoplostomatinae Gerlach en Riemann, 1974
    - Anoplostoma aff. viviparum (Bastian, 1865)
  - SUBFAM. Chaetonematinae Gerlach en Riemann, 1974
    - Chaetonema riemanni Platt, 1973

- \* FAM. Anticomidae Filipjev, 1918
  - Anticoma spec. A Bastian, 1865
- \* FAM. Oxystominidae Chitwood, 1935
  - SUBFAM. Oxystomininae Chitwood, 1935
    - Nemanema spec. 1 Cobb, 1920
  - SUBFAM. Halalaiminae De Coninck, 1965
    - Halalaimus aff. supercirrhatus Gerlach, 1955
    - H. spec. A

Superfam. Oncholaimoidea Filipjev, 1916

- \* FAM. Oncholaimidae Filipjev, 1916
  - SUBFAM. Oncholaimellinae De Coninck, 1965
    - Oncholaimellus calvadosicus de Man, 1890
    - Viscosia coomansi Smol en Sharma, 1984
    - V. franzii Boucher, 1978
    - V. glabra (Bastian, 1865)
    - V. langrunensis (de Man, 1890)
    - V. separabilis (Wieser, 1953)
    - V. viscosa (Bastian, 1865)
    - V. spec. A
  - SUBFAM. Oncholaiminae Gerlach en Riemann, 1974
    - Metoncholaimus scanicus (Allgen, 1935)
    - Oncholaimus oxyuris Ditlevsen, 1911
    - O. brachycercus de Man, 1889

.S.O. TRIPYLOIDINA De Coninck, 1965

- \* FAM. Trypyloididae Filipjev, 1918
  - Bathylaimus capacosus Hopper, 1962
  - B. stenolaimus Stekhoven en de Coninck, 1933
  - B. parafilicaudatus Timm, 1952



\* FAM. Rhabdodemaniidae Filipjev, 1934

*Rhabdodemia* spec. A Baylis en Daubney, 1926

-O. TREFUSIIDA Lorenzen, 1981

\* FAM. Trefusiidae Gerlach, 1966

SUBFAM. Trefusiinae Gerlach, 1966

*Rhabdocoma riemanni* Jayasree en Warwick, 1977

*T. litoralis* (Allgen, 1932)

*T. longicauda* de Man, 1893

*T. spec. A*



SOORT	VOEDINGSTYPE	# REPLICA'S
<i>Ammotheristus</i> aff. <i>helgolandicus</i>	1B	1
<i>Anoplostoma</i> aff. <i>viviparum</i>	1B	1
<i>Anticoma</i> spec.A	1B	4
<i>Ascolaimus</i> <i>elongatus</i>	1B	43
<i>Axonolaimus</i> aff. <i>arcuatus</i>	1B	1
<i>Axonolaimus</i> <i>helgolandicus</i>	1B	28
<i>Axonolaimus</i> <i>orcombensis</i>	1B	23
<i>Bathylaimus</i> <i>capacosus</i>	1B	34
<i>Bathylaimus</i> <i>parafilicaudatus</i>	1B	14
<i>Bathylaimus</i> <i>stenolaimus</i>	1B	4
<i>Bolbolaimus</i> <i>dentatus</i>	2B	5
<i>Bolbolaimus</i> <i>riemanni</i>	2B	7
<i>Bolbolaimus</i> <i>teutonicus</i>	2B	6
<i>Calomicrolaimus</i> <i>honestus</i>	2A	15
<i>Calomicrolaimus</i> <i>parahonestus</i>	2A	48
<i>Camacolaimus</i> <i>longicauda</i>	2A	1
<i>Camacolaimus</i> <i>tardus</i>	2A	23
<i>Chaetonema</i> <i>riemanni</i>	1B	12
<i>Chitwoodia</i> spec.A	1A	1
<i>Chromadora</i> spec.A	2A	1
<i>Chromadorella</i> <i>salicaniensis</i>	2A	18
<i>Chromadorina</i> aff. <i>bergensis</i>	2B	2
<i>Chromadorita</i> <i>nana</i>	2A	1
<i>Chromadorita</i> <i>obliqua</i>	2A	10
<i>Chromaspirina</i> <i>chabaudi</i>	2B	1
<i>Chromaspirina</i> <i>parapontica</i>	2B	13
<i>Chromaspirina</i> <i>pellita</i>	2B	2
<i>Chromaspirina</i> <i>renaudae</i>	2B	3
<i>Chromaspirina</i> <i>novo</i> spec.2	2B	1
<i>Chromaspirina</i> spec.1	2B	1
<i>Cobbia</i> <i>trefusiaeformis</i>	2A	3
<i>Cyartonema</i> spec.1	1A	1
<i>Cyartonema</i> spec.A	1A	6
<i>Cyartonema</i> spec.B	1A	2
<i>Cyartonema</i> spec.C	1A	2
<i>Cyartonema</i> spec.D	1A	1
<i>Dagda</i> <i>bipapillata</i>	2A	1
<i>Daptonema</i> <i>elegans</i>	1B	1
<i>Daptonema</i> <i>fistulatum</i>	1B	27
<i>Daptonema</i> <i>flagellicauda</i>	1B	5
<i>Daptonema</i> <i>gelana</i>	1B	15
<i>Daptonema</i> <i>hirsutum</i>	1B	7
<i>Daptonema</i> <i>kornoeense</i>	1B	24
<i>Daptonema</i> <i>nanum</i>	1B	9
<i>Daptonema</i> <i>normandicum</i>	1B	25
<i>Daptonema</i> <i>proprium</i>	1B	14
<i>Daptonema</i> <i>riemanni</i>	1B	32
<i>Daptonema</i> <i>stylosum</i>	1B	55
<i>Daptonema</i> <i>svalbardense</i>	1B	22
<i>Daptonema</i> <i>tenuispiculum</i>	1B	20

Tabel 6.1.



SOORT	VOEDINGSTYPE	# REPLICA'S
<i>Daptonema trichinus</i>	1B	13
<i>Daptonema xyaliforme</i>	1B	35
<i>Daptonema spec.A</i>	1B	2
<i>Daptonema spec.B</i>	1B	1
<i>Dasynemoides albaensis</i>	1A	29
<i>Dasynemoides spec.A</i>	1A	2
<i>Desmodora schulzi</i>	2A	1
<i>Desmodora spec.1</i>	2A	1
<i>Desmolaimus zeelandicus</i>	1B	1
<i>Desmolaimus spec.A</i>	1B	5
<i>Desmolaimus spec.B</i>	1B	1
<i>Dichromadora cephalata</i>	2A	2
<i>Dichromadora cucullata</i>	2A	27
<i>Dichromadora hyalocheile</i>	2A	14
<i>Dichromadora novo spec.A</i>	2A	5
<i>Dichromadora novo spec.B</i>	2A	1
<i>Dichromadora spec.1</i>	2A	4
<i>Diplopeltula lucanica</i>	1B	3
<i>Diplopeltula ostrita</i>	1B	7
<i>Diplopeltula aff.ostrita</i>	1B	2
<i>Diplopeltula spec.A</i>	1B	4
<i>Diplopeltula novo spec.A</i>	1B	2
<i>Disconema spec.A</i>	1A	2
<i>Eleutherolaimus riemanni</i>	1B	4
<i>Eleutherolaimus stenosoma</i>	1B	6
<i>Eleutherolaimus spec.A</i>	1B	2
<i>Enoploides aff.gryphus</i>	2B	11
<i>Enoploides aff.labiatus</i>	2B	2
<i>Enoploides spiculohamatus</i>	2B	54
<i>Enoplolaimus denticulatus</i>	2B	2
<i>Enoplolaimus propinquus</i>	2B	54
<i>Epacanthion galeatum</i>	2B	9
<i>Epacanthion gorgonocephalum</i>	2B	8
<i>Eubostrichus parasitiferus</i>	1A	2
<i>Eumorpholaimus sabulicolus</i>	1B	5
<i>Filitonchus spec.1</i>	1B	1
<i>Gammanema conicauda</i>	2B	10
<i>Gammanema spec.A</i>	2B	4
<i>Gomphionema spec.A</i>	2A	1
<i>Gonionchus inaequalis</i>	2A	1
<i>Gonionchus longicaudatus</i>	2A	40
<i>Gonionchus aff.paravillosus</i>	2A	1
<i>Gonionchus villosus</i>	2A	7
<i>Gonionchus novo spec.1</i>	2A	10
<i>Halalaimus aff.supercirrhatus</i>	1A	1
<i>Halalaimus spec.A</i>	1A	4
<i>Hypodontolaimus setosus</i>	2A	8
<i>Hypodontolaimus novo spec.A</i>	2A	1
<i>Hypodontolaimus novo spec.B</i>	2A	1
<i>Hypodontolaimus novo spec.1</i>	2A	8

Tabel 6.1. (vervolg)



SOORT	VOEDINGSTYPE	# REPLICA'S
<i>Karkinochromadora lorenzeni</i>	2A	3
<i>Leptolaimus ampullaceus</i>	1A	4
<i>Leptolaimus elegans</i>	1A	1
<i>Leptolaimus novo spec.A</i>	1A	1
<i>Leptolaimus novo spec.B</i>	1A	1
<i>Leptolaimus spec.B</i>	1A	4
<i>Leptolaimus spec.C</i>	1A	2
<i>Leptonemella aphanothecae</i>	1A	26
<i>Mesacanthion africanthiiforme</i>	2B	11
<i>Mesacanthion aff.audax</i>	2B	1
<i>Mesacanthion diplechma</i>	2B	22
<i>Mesacanthion spec.A</i>	2B	1
<i>Metachromadora vivipara</i>	2B	0
<i>Metadasynemoides spec.A</i>	1A	1
<i>Metadesmolaimus aduncus</i>	1B	26
<i>Metadesmolaimus gaelicus</i>	1B	1
<i>Metadesmolaimus hamatus</i>	1B	2
<i>Metadesmolaimus pandus</i>	1B	11
<i>Metadesmolaimus aff.pandus</i>	1B	4
<i>Metadesmolaimus varians</i>	1B	13
<i>Metadesmolaimus spec.A</i>	1B	9
<i>Metalinhomoeus biformis</i>	1B	6
<i>Metalinhomoeus spec.A</i>	1B	3
<i>Metoncholaimus scanicus</i>	2B	15
<i>Microlaimus acinaces</i>	2A	32
<i>Microlaimus conothelis</i>	2A	21
<i>Microlaimus conspicuus</i>	2A	2
<i>Microlaimus marinus</i>	2A	45
<i>Microlaimus ostracion</i>	2A	40
<i>Molgolaimus cuanensis</i>	1A	1
<i>Monoposthia mirabilis</i>	2A	17
<i>Nemanema spec.1</i>	1A	1
<i>Neochromadora munita</i>	2A	17
<i>Neochromadora poecilosoma</i>	2A	2
<i>Neochromadora trichophora</i>	2A	17
<i>Neochromadora novo spec.A</i>	2A	1
<i>Neochromadora novo spec.1</i>	2A	4
<i>Neotonchus spec.A</i>	2A	1
<i>Odontophora exharena</i>	1B	4
<i>Odontophora aff.exharena</i>	1B	1
<i>Odontophora ornata</i>	1B	6
<i>Odontophora paravilloti</i>	1B	3
<i>Odontophora phalarata</i>	1B	1
<i>Odontophora rectangula</i>	1B	56
<i>Odontophora spec.A</i>	1B	2
<i>Oncholaimellus calvadosicus</i>	2B	19
<i>Oncholaimus brachycercus</i>	2B	3
<i>Oncholaimus oxyuris</i>	2B	1
<i>Onyx perfectus</i>	2B	60
<i>Oxyonchus culcitatus</i>	2B	2

Tabel 6.1. (vervolg)



SOORT	VOEDINGSTYPE	# REPLICA'S
<i>Oxyonchus dentatus</i>	2B	2
<i>Oxyonchus spec.1</i>	2B	2
<i>Paracanthonchus longicaudatus</i>	2A	4
<i>Paracanthonchus longus</i>	2A	5
<i>Paracanthonchus thaumasius</i>	2A	48
<i>Paracyatholaimus pentodon</i>	2A	48
<i>Paralinhomoeus lepturus</i>	1B	11
<i>Paralinhomoeus uniovarium</i>	1B	1
<i>Paralinhomoeus spec.A</i>	1B	1
<i>Paralinhomoeus spec.B</i>	1B	1
<i>Paralongicyatholaimus macramphis</i>	2A	18
<i>Paralongicyatholaimus minutus</i>	2A	4
<i>Paramesonchium belgicum</i>	1B	6
<i>Paramonhystera spec.A</i>	1B	8
<i>Pomponema clavicaudatum</i>	2B	10
<i>Pomponema aff.clavicaudatum</i>	2B	1
<i>Pomponema aff.compactum</i>	2B	1
<i>Pomponema elegans</i>	2B	6
<i>Pomponema loticum</i>	2B	14
<i>Pomponema aff.sedecima</i>	2B	2
<i>Pomponema spec.A</i>	2B	2
<i>Praeacanthonchus aff.punctatus</i>	2A	1
<i>Prochromadorella attenuata</i>	2A	34
<i>Prochromadorella ditlevseni</i>	2A	13
<i>Prochromadorella longicaudata</i>	2A	28
<i>Pseudonchus deconincki</i>	2B	3
<i>Pseudonchus pachysetosus</i>	2B	6
<i>Rhabdinema flexile</i>	1B	2
<i>Rhabdocoma riemanni</i>	1A	3
<i>Rhabdodemania spec.A</i>	2A	1
<i>Rhynchonema lyngei</i>	1B	26
<i>Rhynchonema megamphida</i>	1B	1
<i>Rhynchonema scutatum</i>	1B	1
<i>Rhynchonema quemer</i>	1B	1
<i>Rhynchonema aff.quemer</i>	1B	1
<i>Rhynchonema spec.A</i>	1B	1
<i>Richtersia deconincki</i>	1B	9
<i>Richtersia inaequalis</i>	1B	31
<i>Richtersia spec.A</i>	1B	1
<i>Richtersia spec.B</i>	1B	2
<i>Sabatieria celtica</i>	1B	46
<i>Sabatieria granulosa</i>	1B	2
<i>Sabatieria longispinosa</i>	1B	5
<i>Sabatieria aff.longispinosa</i>	1B	1
<i>Sabatieria punctata</i>	1B	72
<i>Setosabatiera hilarula</i>	1B	5
<i>Sigmaphoranema rufum</i>	2B	27
<i>Siphonolaimus ewensis</i>	2B	24
<i>Southernia zosterae</i>	1A	3
<i>Sphaerolaimus gracilis</i>	2B	1

Tabel 6.1. (vervolg)



SOORT	VOEDINGSTYPE	# REPLICA'S
<i>Sphaerolaimus ostreae</i>	2B	1
<i>Sphaerolaimus aff.ostreae</i>	2B	2
<i>Spirinia laevidoides</i>	2A	1
<i>Spirinia aff.laevidoides</i>	2A	2
<i>Spirinia laevis</i>	2A	8
<i>Spirinia parasitifera</i>	2A	25
<i>Stephanolaimus bicoronatus</i>	1A	2
<i>Stephanolaimus aff.bicoronatus</i>	1A	3
<i>Stephanolaimus elegans</i>	1A	14
<i>Stephanolaimus flevensis</i>	1A	8
<i>Stephanolaimus aff.gandavensis</i>	1A	2
<i>Stephanolaimus aff.spartinae</i>	1A	1
<i>Stylotheristus mutilus</i>	1B	1
<i>Synonchiella riemanni</i>	2B	6
<i>Theristus acer</i>	1B	4
<i>Theristus interstitialis</i>	1B	16
<i>Theristus macer</i>	1B	3
<i>Theristus pertenuis</i>	1B	8
<i>Theristus aff.roscoffiensis</i>	1B	11
<i>Theristus spec.A</i>	1B	21
<i>Theristus spec.B</i>	1B	5
<i>Trefusia litoralis</i>	1A	10
<i>Trefusia longicauda</i>	1A	1
<i>Trefusia novo spec.1</i>	1A	8
<i>Trefusia spec.A</i>	1A	2
<i>Trichotheristus mirabilis</i>	1B	29
<i>Trileptium spec.A</i>	2B	1
<i>Tubolaimoides tenuicaudatus</i>	1B	47
<i>Valvaelaimus maior</i>	1B	8
<i>Viscosia coomansi</i>	2B	2
<i>Viscosia franzi</i>	2B	58
<i>Viscosia glabra</i>	2B	2
<i>Viscosia langrunensis</i>	2B	58
<i>Viscosia separabilis</i>	2B	8
<i>Viscosia viscosa</i>	2B	37
<i>Viscosia spec.A</i>	2B	3
<i>Xyala striata</i>	1B	33
<i>Chromadoridae spec.</i>	2A	34
<i>Comesomatidae spec.</i>	1B	5
<i>Cyatholaimidae spec.</i>	2A	11
<i>Linhomoeidae spec.</i>	1B	11
<i>Xyalidae spec.</i>	1B	8

Tabel 6.1. (vervolg)



## 7. SIMILARITEITEN TUSSEN DE STATIONS

### 7.1. Resultaten

#### 7.1.1. Classificatie

##### 7.1.1.1. Clusteranalyse

Figuren 7.1. tot 7.3. tonen voor elke campagne de clusterdendrogrammen op basis van de Bray Curtis- en de Sørensen-index. Bij gebruik van een kwalitatieve index (Sørensen : Fig.7.1a, 7.2a en 7.3a) vertonen de replica's afkomstig van hetzelfde station onderling niet steeds, doch zeer dikwijls de grootste affiniteit. Bij de kwantitatieve index (Fig.7.1b, 7.2b en 7.3b) wordt, met uitzondering van station 37 tijdens het najaar '85 (Fig.7.3b), steeds de grootste similariteit gevonden tussen de replica's van hetzelfde station. Hieruit kunnen we besluiten dat de replica's wat hun soortensamenstelling betreft, als zeer gelijkaardig kunnen beschouwd worden; dit wil zeggen dat de affiniteit tussen twee replica's groter is dan tussen twee stations.

Hieronder zijn de resultaten op basis van de kwantitatieve index samengevat.

(1) Tijdens het najaar '84 (Fig.7.1b) worden volgende clustergroepen gevormd, met respectievelijk links en rechts de groepen die onderling de grootste affiniteit vertonen :

- stations 26, 1, 32, 46, 24      - station 3
- station 55                              - station 43
- stations 37, 45, 65, 67
- stations 63, 39, 25, 54, 31, 18, 28, 11

(2) In het voorjaar '85 (Fig.7.2b) worden volgende affiniteiten gevonden :

- station 3              - station 43                              - station 37, 45
- stations 65, 67, 55, 46      - stations 54, 18, 28, 25, 24,
- stations 1, 26, 32                      31, 63, 39, 11

(3) De clustergroepen van het najaar '85 (Fig.7.3b) zijn :

- station 3                              - stations 45, 55
- stations 65, 67                      - stations 31, 18, 28, 63, 25, 11, 24
- stations 26, 1, 46, 32      - stations 43, 39, 54, 37



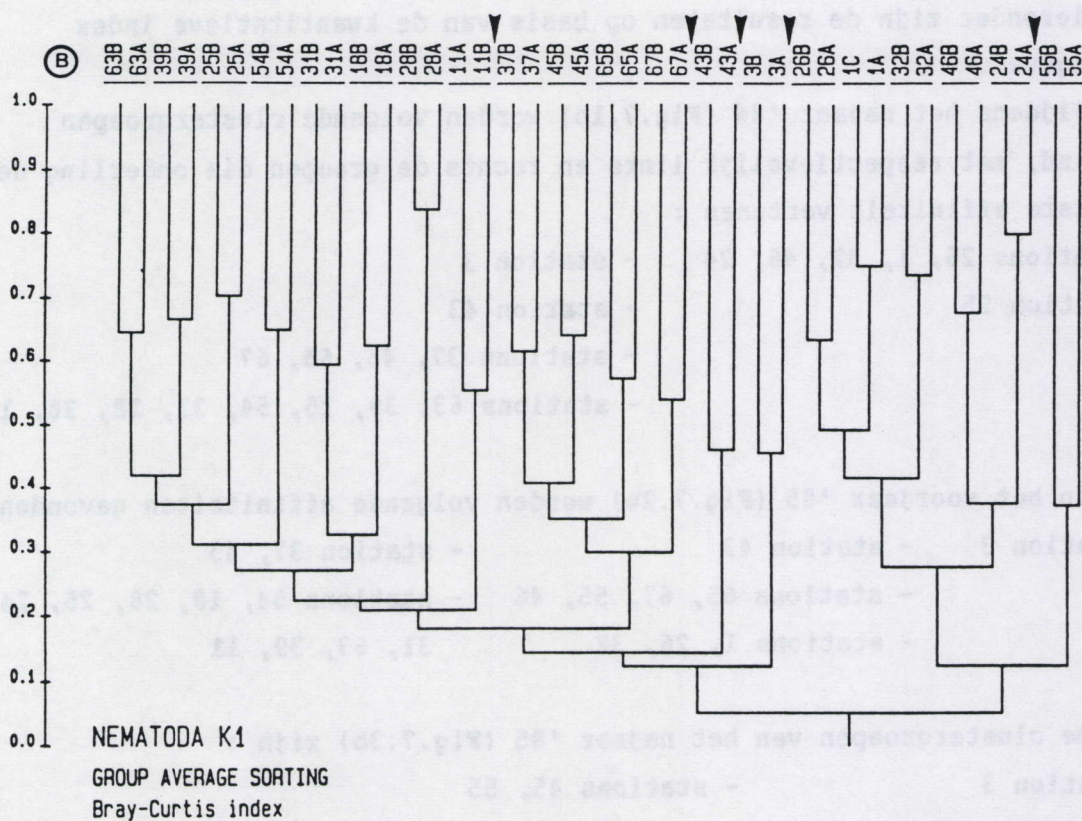
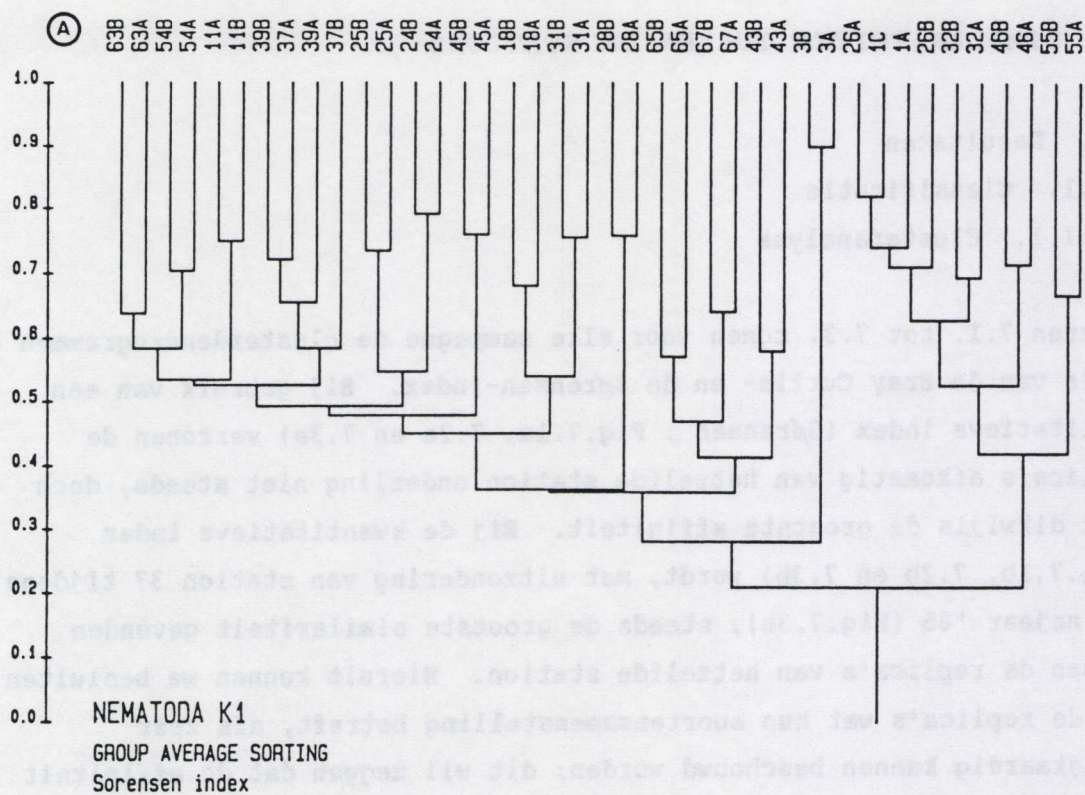


Fig.7.1.: Clusterdendrogram van de 20 stations tijdens het najaar '84 (K1) op basis van : (a) een kwalitatieve index ; (b) een kwantitatieve index. (met aanduiding van de replica's afkomstig van dezelfde stations, en de grenzen (▼) tussen de belangrijkste stationsgroepen).



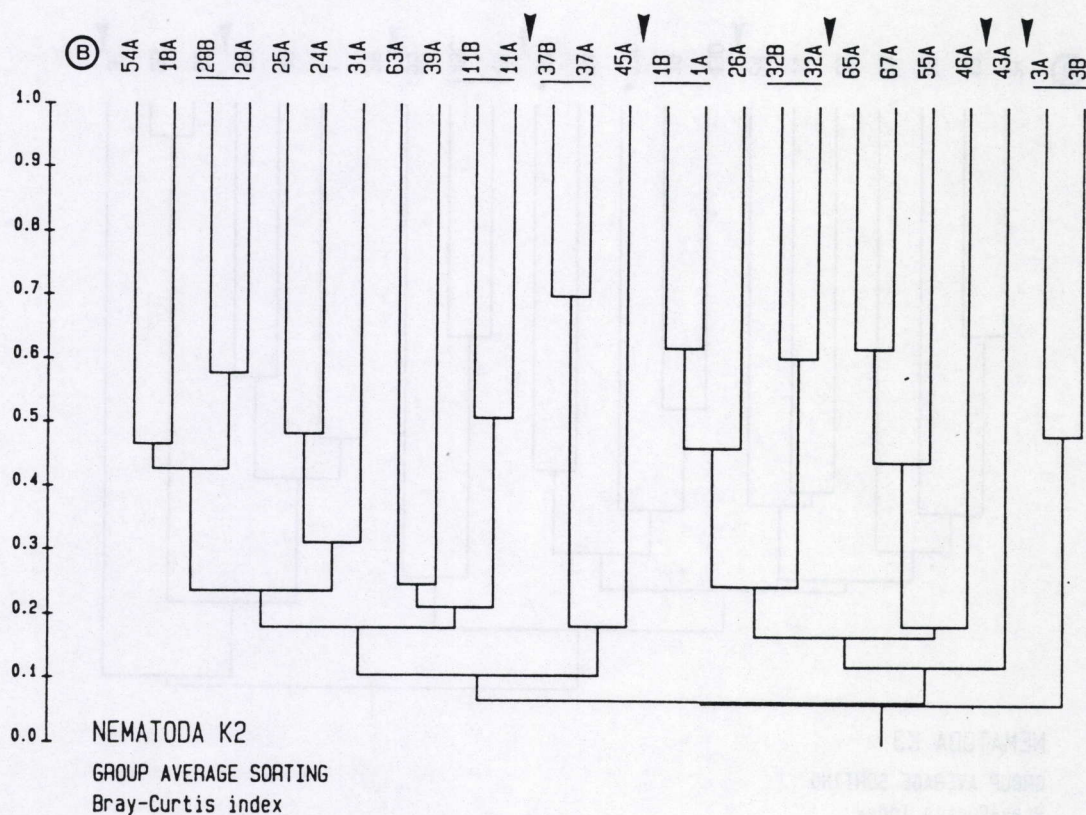
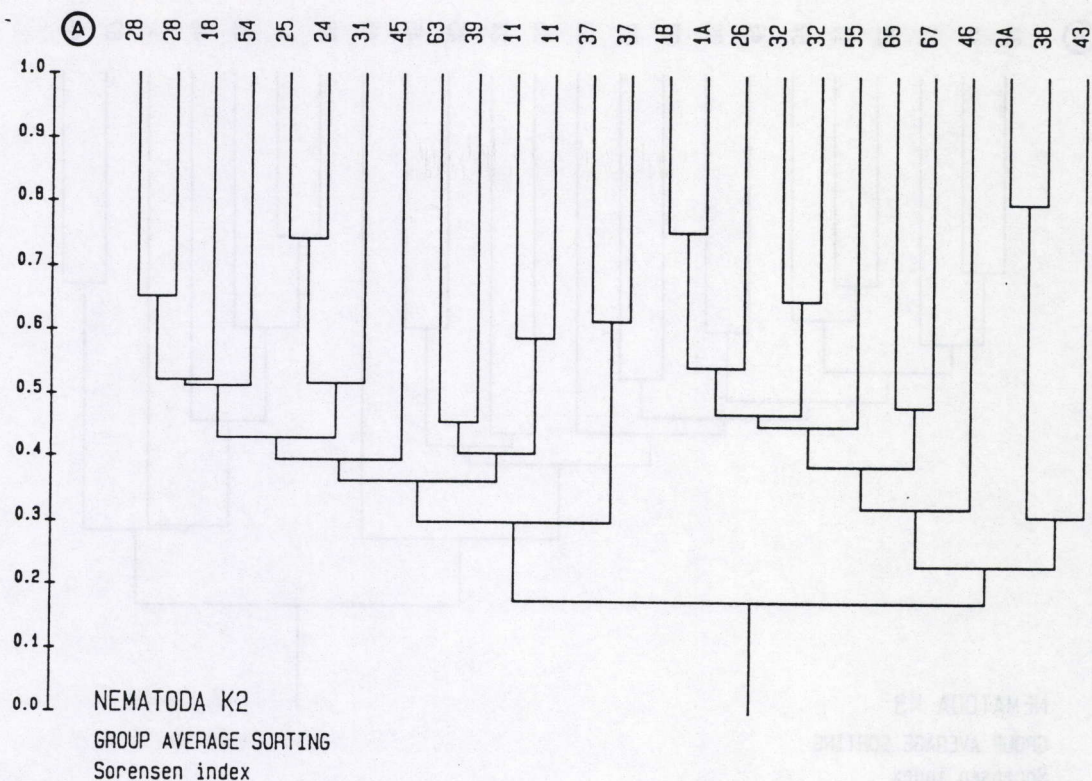


Fig.7.2.: Clusterdendrogram van de 20 stations tijdens het voorjaar '85 (K2) op basis van : (a) een kwalitatieve index ; (b) een kwantitatieve index. (met aanduiding van de replica's afkomstig van dezelfde stations, en de grenzen ( √ ) tussen de belangrijkste stationsgroepen).



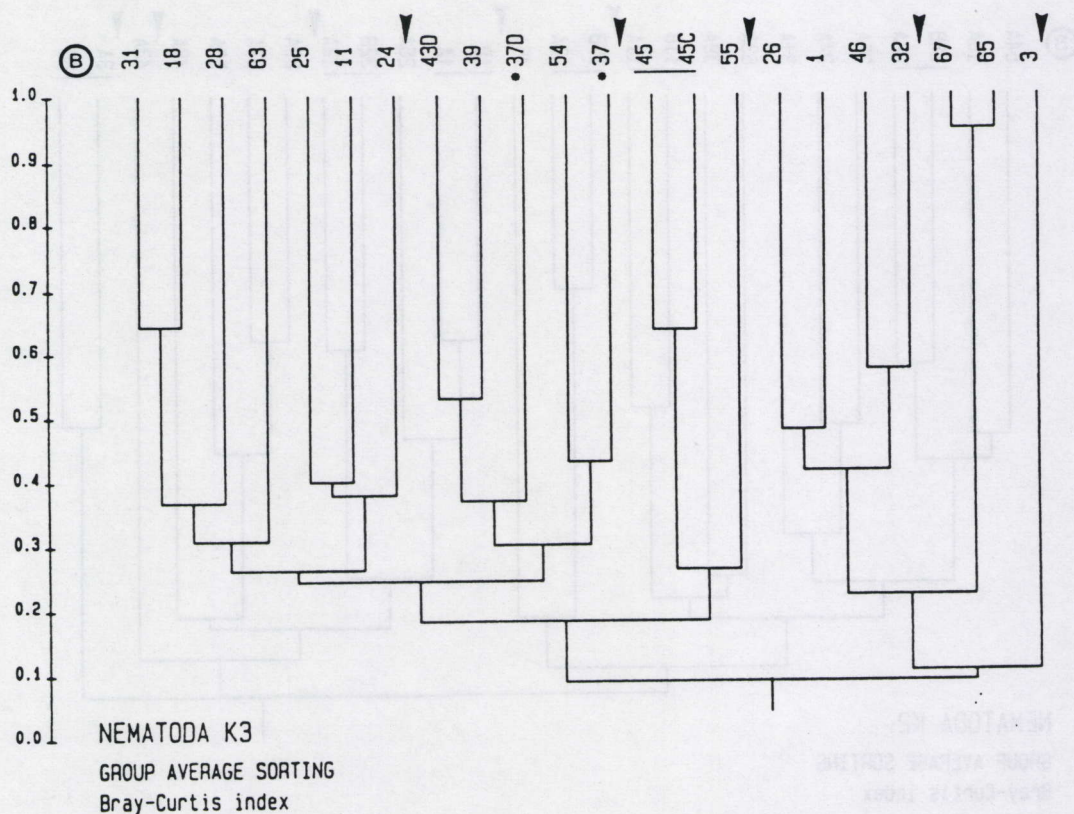
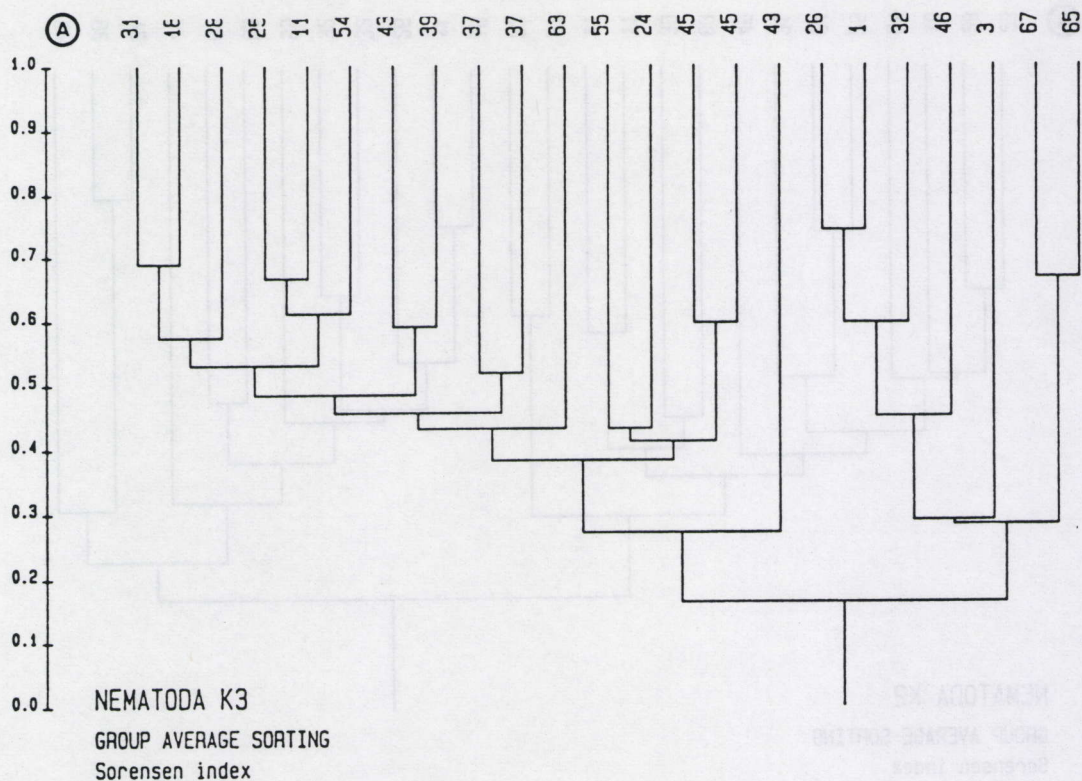


Fig.7.3.: Clusterdendrogram van de 20 stations tijdens het najaar '85 (K3) op basis van : (a) een kwalitatieve index ; (b) een kwantitatieve index. (met aanduiding van de replica's afkomstig van dezelfde stations, en de grenzen ( ▴ ) tussen de belangrijkste stationsgroepen).



#### 7.1.1.2. Two-Way-Indicator-Species-ANalyse

##### 7.1.1.2.1. Inleiding

Bij de voorgaande clusteranalysen werd er onderscheid gemaakt tussen de drie campagnes. Om ook een idee te verkrijgen van de affiniteiten tussen de campagnes onderling, wordt in deze analyse geen onderscheid meer gemaakt tussen de drie campagnes. Aangezien bij de clusteranalyse het aantal variabelen beperkt is, wordt in dit geval geopteerd voor het gebruik van Twinspan. Daarnaast worden bij deze classificatietechniek onmiddellijk een aantal differentiële soorten uitgeselecteerd wat de interpretatie vergemakkelijkt.

In totaal werden 99 replica's betrokken in de Twinspan, waarvan 40 replica's afkomstig van de eerste campagne, 36 replica's van de tweede en de resterende 23 van de derde campagne.

Vooraf dienen enkele opmerkingen gemaakt te worden die bij de presentatie en de interpretatie van de Twinspanresultaten van belang zijn :

- Van zodra replica's van een zelfde staalnamepunt (= station per campagne) zich opsplitsen over verschillende twingroepen, wordt deze dichotomie of opsplitsing in twingroepen niet meer beschouwd. Aangezien de scheiding tussen twee replica's van een staalnamepunt op verschillende hiërarchische niveau's plaatsgrijpt, hebben we de twingroepen ook op verschillende niveau's gevormd.

- Verder wordt vastgesteld dat bij de analyse van de drie campagnes samen de staalnames per station over de drie campagnes, tot op een zeker hiërarchisch niveau een grote affiniteit voor elkaar vertonen. Er wordt telkens getracht alle replica's van een bepaald station (onafhankelijk van de campagne) binnen dezelfde twingroep te houden. Bij enkele stations splitsen de replica's reeds vrij snel op over de verschillende twingroepen. Bij de interpretatie wordt het betreffende station, zij het met enig voorbehoud, gerekend tot die twingroep waartoe de replica's van tenminste twee campagnes behoren. Deze stations worden verder aangeduid met (\*).

- Alle soorten zijn in de analyse betrokken (d.i. 183 voor campagne 1, 166 voor campagne 2, 121 voor campagne 3 of 242 soorten voor de drie campagnes samen).

- De analyse werd uitgevoerd op basis van de relatieve abundanties van de soorten.



- In eerste instantie zijn verschillende 'pseudo species cut levels' uitgetest. Voor deze analyse blijkt het gebruik van de Braun Blanquet schaal (0 %, 5 %, 26 %, 51 %, 76 %) (Mueller-Dombois en Ellenberg, 1974 en Westhoff en van der Maarel, 1973 : in Hill, 1979a) als respectievelijke cut levels de meest relevante resultaten te geven.

- Bij de bespreking van de soorten zijn de soorten die in meer dan 50 % van de stations van beide twingroepen aanwezig zijn (= uitgesproken niet-preferentiële soorten), en de soorten die in meer dan 50 % van de betreffende twingroep aanwezig zijn (= meest uitgesproken differentiële soorten) aangeduid door het aantal replica's waarin ze aanwezig zijn. Verder zijn de pseudosoorten en hun respectievelijke cutlevels aangeduid. Of met ander woorden, elke differentiële soort is met een bepaalde relatieve abundantie (bv. 77 to 100 % of cutlevel 5) typisch voor de beschouwde twingroep.

#### 7.1.1.2.2. Classificatie van de stations

Fig.7.4. toont de classificatie van de stations : bij de eerste dichotomie worden de 99 replica's opgesplitst in een groep van 67 en een groep van 32 replica's. Meestal behoren de replica's afkomstig van hetzelfde station tot dezelfde twingroep. De respectievelijke groepen zijn :

-stations 3, 11, 18, 24, 25, 28, 31, 37, 39, 43, 45, 54 en 63

-stations 1, 26, 32, 46, 55, 65 en 67

Ter hoogte van het tweede dichotomisch niveau splitst de eerste groep (67 replica's) zich verder in 62 en 5 replica's (respectievelijk TWIN 1 en TWIN 2), terwijl de tweede groep (32 replica's) in 5 en 27 replica's, (respectievelijk TWIN 3 en TWIN 4) wordt onderverdeeld. TWIN 2 wordt uitsluitend gevormd door de replica's van station 3. De replica's van TWIN 3 zijn afkomstig van de stations 65 en 67(\*). Van station 67 behoren alleen de replica's van de tweede en de derde campagne tot deze groep. De replica's van de eerste campagne behoren tot de andere twingroep (TWIN 4).

Ter hoogte van een derde dichotomisch niveau wordt TWIN 1 opgesplitst in TWIN 1a en TWIN 1b met respectievelijk 47 en 15 replica's.

TWIN 1b wordt gevormd door de stations 43, 37(\*) en 45(\*). De



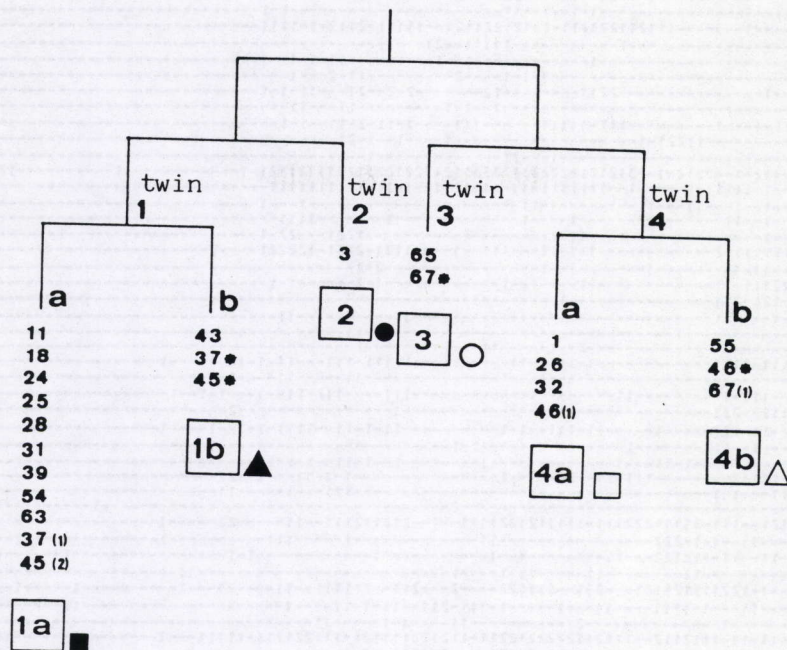


Fig.7.4.: Twinspanclassificatie van de 20 stations : (1) en (2) staan voor de replica's van respectievelijk het najaar '84 en het voorjaar '85; \* duidt op de replica's van de overige campagnes naast (1) en (2).

replica's van de eerste campagne van station 37 en de tweede campagne van station 45 behoren tot TWIN 1a.

TWIN 1a bestaat uit de stations 11, 18, 24, 25, 28, 31, 39, 54 en 63.

TWIN 4 wordt uiteindelijk in respectievelijk 17 en 10 replica's opgesplitst.

De eerste groep, TWIN 4a, bestaat uit de stations 1, 26, 32 en 46(1).

De tweede groep, TWIN 4b, wordt gevormd door de stations 55 en 46(\*). De replica's van campagne 1 van station 46 behoren tot de andere twingroep (TWIN 4a).

Fig.7.5. toont de 'Two-way table', waarin zowel de stations als de soorten zijn geordend op basis van hun onderlinge gelijkenis. Volgens Hill (1979a) is deze tabel een zo beknopt mogelijke voorstelling van de synecologische relaties van de soorten.



### 7.1.1.2.3. Classificatie van de soorten

Voor elke dichotomie (opsplitsing van een groep in twee twinggroepen) bestaan er niet-preferentiële soorten, waarvan het voorkomen relatief willekeurig gespreid is over beide gevormde twinggroepen. Verder kunnen ter hoogte van elke dichotomie de soorten worden aangeduid die grotendeels verantwoordelijk zijn voor de opsplitsing in twinggroepen (= differentiële soorten). Het zijn soorten met een duidelijke ecologische preferentie. Zo wordt op elk hiërarchisch niveau voor elke twinggroep een soort 'type'-gemeenschap gegeven, karakteristiek voor de respectievelijke stations. In onderstaande Tabel 7.1. zijn voor elke groep naast de niet-preferentiële, de differentiële soorten gegeven voor de twee groepen die worden gevormd bij de opsplitsing van de oorspronkelijke groep.

Tabel 7.1.:

\* (99 replica's)

niet-preferentiële soorten :

- < 4% : *Odontophora rectangula* (35,21), *Sabatieria punctata* (41,31), *Viscosia franzii* (42, 16), *Calomicrolaimus parahonestus*, *Dichromadora cucullata*, *Ascolaimus elongatus*, *Enoploides spiculohamatus*, *Microlaimus marinus*, *Paracanthionchus thaumasius*, *Paracyatholaimus pentodon*, *Viscosia langrunensis*, *Viscosia viscosa*, *Daptonema fistulatum*, *Siphonolaimus ewensis*, *Theristus* sp. A, *Daptonema normandicum*.

- (67 replica's)

differentiële soorten :

- < 4% : *Enoplolaimus propinquus* (51,3), *Gonionchus longicaudatus* (40,0), *Bathylaimus capacosus* ( 34,0), *Daptonema stylosum* (51,4), *Tubolaimoides tenuicaudatus*(43,4), *Microlaimus ostracion* (40,0), *Xyala striata* (32,1), *Axonolaimus orcombensis*, *Monoposthia mirabilis*, *Rhynchonema lyngei*, *Neochromadora munita*, *Sigmaphoranema rufum*, *Camacolaimus tardus*, *Leptonemella aphanothecae*, *Neochromadora trichophora*, *Theristus interstitialis*, *Daptonema gelana*, *Metadesmolaimus aduncus*, *Oncholaimellus calvadosicus*, *Microlaimus acinaces*, *Onyx perfectus*, *Dasynemoides albaensis*, *Pomponema loticum*.  
- 5% - 26% : *Enoploides spiculohamatus*, *Onyx perfectus*, *Viscosia langrunensis*

- (32 replica's)

differentiële soorten :

- < 4% : *Axonolaimus helgolandicus*, *Chaetonema riemanni*, *Chromadorella salicaniensis*, *Daptonema kornoeense*, *Daptonema proprium*, *Daptonema svalbardense*, *Daptonema tenuispiculum*, *Daptonema xyaliforme*, *Mesacanthion diplochma*, *Metoncholaimus scanicus*, *Microlaimus conothelis*, *Paralinhomoeus lepturus*, *Paralongicyatholaimus macramphis*,



*Prochromadorella attenuata*, *Prochromadorella ditlevseni*,  
*Prochromadorella longicaudata*, *Richtersia inaequalis*, *Sabatieria*  
*celtica*, *Spirinia parasitifera*

- 5% - 26% : *Sabatieria celtica* (2,16), *Sabatieria punctata* (3,26),  
*Daptonema kornoeense*, *Daptonema tenuispiculum*, *Daptonema xyaliforme*, ,  
*Microlaimus conothelis*, *Odontophora rectangula*
  - 27% - 51% : *Sabatieria punctata* (0,7)
- 

\* (67 replica's)

niet-preferentiële soorten :

- < 4% : *Calomicrolaimus parahonestus* (5,33), *Tubolaimoides tenuicaudatus*  
(4,39), *Enoplolaimus propinquus* (4,47), *Daptonema normandicum*, *Daptonema*  
*riemanni*, *Daptonema xyaliforme*, *Enoploides spiculohamatus*, *Leptonemella*  
*aphanothecae*, *Microlaimus marinus*, *Monoposthia mirabilis*, *Neochromadora*  
*munita*, *Neochromadora trichophora*, *Paracyatholaimus pentodon*, *Sabatieria*  
*celtica*, *Sabatieria punctata*, *Trichotheristus mirabilis*
- 5% - 26% : *Enoploides spiculohamatus*

- (5 replica's) TWIN 2

differentiële soorten :

- < 4% : *Eleutherolaimus stenosoma* (4,2), *Metadesmolaimus pandus*  
(5,6), *Hypodontolaimus setosus* (5,3), *Theristus pertenuis* (5,2),  
*Leptolaimus ampullaceus* (3,1), *Ascolaimus elongatus*, *Daptonema* sp. A,  
*Mesacanthion diplochma*, *Pomponema clavicaudatum*, *Viscosia glabra*,  
*Calomicrolaimus parahonestus*, *Sphaerolaimus gracilis*, *Sphaerolaimus*  
*ostreae*, *Viscosia viscosa*, *Camacolaimus longicauda*, *Enoploides*  
*labiatus*, *Daptonema trichinus*, *Oncholaimus brachycercus*, *Diplopeltula*  
nov. spec., *Dichromadora cephalata*, *Oncholaimus oxyuris*,  
*Paralinhomoeus lepturus*, *Theristus* sp. A.
- 5% - 26% : *Viscosia viscosa* (4,1), *Hypodontolaimus setosus* (4,0),  
*Metadesmolaimus pandus* (4,1), *Ascolaimus elongatus*, *Calomicrolaimus*  
*parahonestus*, *Calomicrolaimus honestus*, *Daptonema riemanni*,  
*Dichromadora cephalata*, *Eleutherolaimus stenosoma*, *Enoploides*  
*labiatus*, *Microlaimus marinus*, *Theristus pertenuis*.
- 27% - 51% : *Enoploides spiculohamatus*, *Hypodontolaimus setosus*,  
*Theristus pertenuis*.

-(62 replica's) TWIN 1

differentiële soorten :

- < 4% : *Daptonema stylosum* (0,51), *Odontophora rectangula* (0,35),  
*Microlaimus ostracion* (0,40), *Viscosia franzii* (0,42), *Viscosia*  
*langrunensis* (1,42), *Gonionchus longicaudatus* (0,40), *Onyx perfectus*  
(0,50), *Xyala striata* (0,32), *Paracanthonchus thaumasius* (0,31),  
*Axonolaimus helgolandicus*, *Daptonema gelana*, *Microlaimus acinaces*,  
*Pomponema loticum*, *Theristus interstitialis*, *Axonolaimus orcombensis*,  
*Prochromadorella attenuata*, *Theristus* sp. A, *Bathylaimus capacosus*,  
*Dasynemoides albaensis*, *Rhynchonema lyngei*, *Bathylaimus*  
*parafilicaudatus*, *Dichromadora cucullata*, *Oncholaimellus calvadosicus*,  
*Richtersia inaequalis*, *Camacolaimus tardus*, *Sigmaphoranema rufum*,  
*Daptonema fistulatum*, *Metadesmolaimus aduncus*, *Siphonolaimus ewensis*
  - 5% - 26% : *Daptonema stylosum* (0,28), *Bathylaimus capacosus*, *Onyx*  
*perfectus*, *Tubolaimoides tenuicaudatus*, *Viscosia langrunensis*.
-



\* (32 replica's)

niet-preferentiële soorten :

- < 4% : *Ascolaimus elongatus* (15,4), *Sabatieria celtica* (24,4), *Sabatieria punctata* (26,5), *Microaimus acinaces*, *Spirinia parasitifera*, *Calomicroaimus parahonestus*, *Onyx perfectus*, *Viscosia langrunensis*, *Camacolaimus tardus*, *Paralinhomoeus lepturus*, *Viscosia viscosa*, *Chaetonema riemanni*, *Prochromadorella attenuata*, *Enoploides spiculohamatus*, *Metoncholaimus scanicus*
- 5% - 26% : *Sabatieria punctata* (21,5)

- (27 replica's) TWIN 4

differentiële soorten :

- < 4% : *Axonolaimus helgolandicus* (14,0), *Daptonema riemanni* (17,0), *Microaimus conothelis* (14,0), *Microaimus marinus* (15,1), *Prochromadorella longicaudata* (17,0), *Viscosia franzii* (16,0), *Odontophora rectangula* (21,0), *Daptonema xyaliforme* (19,1), *Paracanthionchus thaumasius* (17,0), *Richtersia inaequalis* (17,1), *Mesacanthion diplochma* (15,0), *Paralongicyatholaimus macramphis* (14,0), *Prochromadorella ditlevseni*, *Chromadorella salicaniensis*, *Daptonema svalbardense*, *Daptonema fistulatum*, *Daptonema trichinus*, *Richtersia deconincki*, *Viscosia separabilis*, *Daptonema kornoeense*, *Daptonema nanum*, *Dichromadora cucullata*, *Paracyatholaimus pentodon*, *Siphonolaimus ewensis*, *Daptonema proprium*, *Synonchiella riemanni*
- 5% - 26% : *Sabatieria celtica* (15,1), *Daptonema kornoeense*, *Daptonema riemanni*, *Daptonema xyaliforme*, *Microaimus conothelis*, *Odontophora rectangula*, *Prochromadorella longicaudata*.
- 27% - 51% : *Sabatieria punctata* (7,0)

- (5 replica's) TWIN 3

differentiële soorten :

- < 4% : *Daptonema tenuispiculum* (9,5), *Chromadorita nana*, *Neochromadora munita*, *Chromaspirina renaudae*, *Dichromadora hyalocheile*, *Sigmaphoranema rufum*, *Epacanthion galeatum*, *Eumorpholaimus sabulicolis*, *Theristus* sp. A, *Theristus* sp. B, *Daptonema* sp. B, *Desmadora schulzi*, *Leptolaimus* sp. B
  - 5% - 26% : *Daptonema tenuispiculum* (2,5), *Ascolaimus elongatus*, *Sigmaphoranema rufum*, *Enoploides spiculohamatus*, *Prochromadorella attenuata*
  - 27% - 51% : *Daptonema tenuispiculum* (0,4), *Ascolaimus elongatus*, *Sigmaphoranema rufum*
  - 52% - 76% : *Daptonema tenuispiculum* (0,3)
  - > 76% : *Daptonema tenuispiculum* (0,2)
- 

\* (62 replica's) TWIN 1

niet-preferentiële soorten :

- < 4% : *Enoplolaimus propinquus* (11,36), *Tubolaimoides tenuicaudatus* (10,29), *Sabatieria punctata* (9,30), *Viscosia langrunensis* (8,34), *Enoploides spiculohamatus* (8,33), *Ascolaimus elongatus*, *Daptonema normandicum*, *Neochromadora munita*, *Richtersia inaequalis*, *Axonolaimus orcombensis*, *Daptonema riemanni*, *Gammanema conicauda*, *Neochromadora trichophora*, *Bathylaimus parafilicaudatus*, *Daptonema xyaliforme*,



*Gonionchus longicaudatus*, *Odonthophora rectangula*, *Siphonolaimus ewensis*, *Viscosia viscosa*, *Calomicrolaimus honestus*, *Dasynemoides albaensis*, *Leptonemella aphanothecae*, *Onyx perfectus*, *Spirinia parasitifera*, *Xyala striata*, *Calomicrolaimus parahonestus*, *Dichromadora cucullata*, *Microlaimus marinus*, *Paracyatholaimus pentodon*, *Theristus* sp. A, *Camacolaimus tardus*, *Monoposthia mirabilis*, *Pomponema loticum*, *Trichotheristus mirabilis*, *Epacanthion gorgonocephalum*  
 - 5% - 26% : *Viscosia langrunensis* (4,13), *Enoplolaimus propinquus*, *Tubolaimoides tenuicaudatus*

-(15 replica's) TWIN 1b

differentiële soorten :

- < 4% : *Dichromadora hyalocheile* (11,1), *Siphonolaimus ewensis* (8,4), *Daptonema gelana*, *Daptonema tenuispiculum*, *Prochromadorella attenuata*, *Sigmaphoranema rufum*, *Eumorpholaimus sabulicolis*, *Mesacanthion africanthiiforme*
- 5% - 26% : *Dichromadora hyalocheile* (9,0), *Enoploides spiculohamatus*, *Prochromadorella attenuata*, *Sabatieria punctata*, *Sigmaphoranema rufum*, *Siphonolaimus ewensis*
- 27% - 51% : *Dichromadora hyalocheile* (4,0)

-(47 replica's) TWIN 1a

differentiële soorten :

- < 4% : *Metadesmolaimus aduncus* (0,23), *Rhynchonema lyngei* (0,25), *Bathylaimus capacosus* (1,33), *Microlaimus acinaces* (3,23), *Microlaimus ostracion* (3,37), *Viscosia franzii* (5,37), *Daptonema stylosum* (7,44), *Paracanthionchus thaumasius* (4,27), *Axonolaimus helgolandicus*, *Metadesmolaimus varians*, *Sabatieria celtica*, *Daptonema fistulatum*, *Theristus interstitialis*, *Daptonema kornoeense*, *Oncholaimellus calvadosicus*
  - 4% - 26% : *Daptonema stylosum* (1,27), *Bathylaimus capacosus*, *Metadesmolaimus aduncus*, *Microlaimus ostracion*, *Onyx perfectus*
- 

(27 replica's) TWIN 4

niet-preferentiële soorten :

- < 4% : *Odonthophora rectangula* (5,16), *Richtersia inaequalis* (5,12), *Paracanthionchus thaumasius* (5,12), *Sabatieria celtica* (9,15), *Daptonema riemanni* (5,12), *Sabatieria punctata* (9,17), *Daptonema xyaliforme* (7,12), *Ascolaimus elongatus*, *Microlaimus marinus*, *Prochromadorella longicaudata*, *Axonolaimus helgolandicus*, *Calomicrolaimus parahonestus*, *Paralinhomoeus lepturus*, *Prochromadorella attenuata*, *Tubolaimoides tenuicaudatus*, *Dichromadora cucullata*, *Prochromadorella ditlevseni*, *Viscosia viscosa*
- 5% - 26% : *Sabatieria celtica* (5,10), *Sabatieria punctata* (6,15), *Daptonema xyaliforme*

-(10 replica's) TWIN 4b

differentiële soorten :

- < 4% : *Microlaimus conothelis* (9,5), *Spirinia parasitifera* (8,5), *Onyx perfectus* (6,3), *Daptonema nanum* (6,0), *Metoncholaimus scanicus* (5,1), *Calomicrolaimus honestus*, *Dasynemoides albaensis*, *Pomponema clavicaudatum*, *Camacolaimus tardus*, *Enoploides spiculohamatus*, *Neochromadora trichophora*, *Richtersia deconincki*, *Siphonolaimus*



- ewensis*, *Chromadorita obliqua*, *Enoplolaimus denticulatus*,  
*Oncholaimellus calvadosicus*, *Sigmaphoranema rufum*, *Theristus*  
*roscoffiensis*, *Calomicrolaimus parahonestus*, *Enoplolaimus propinquus*,  
*Siphonolaimus ewensis*, *Leptonemella aphanothecae*, *Oxyonchus dentatus*,  
*Spirinia laevis*, *Daptonema tenuispiculum*, *Prochromadorella longicaudata*  
- 5% - 26% : *Microlaimus conothelis* (6,2), *Spirinia parasitifera*  
(4,0), *Calomicrolaimus parahonestus*, *Metoncholaimus scanicus*,  
*Daptonema nanum*, *Prochromadorella attenuata*, *Daptonema tenuispiculum*,  
*Enoploides spiculohamatus*, *Enoplolaimus propinquus*  
- 27% - 51% : *Metoncholaimus scanicus*, *Sabatieria punctata*
- (17 replica's) TWIN 4a

differentiële soorten :

- < 4% : *Daptonema svalbardense* (2,9), *Paralongicyatholaimus*  
*macramphis* (2,12), *Chromadorella salicaniensis* (0,9), *Viscosia franzii*  
(3,13), *Daptonema fistulatum* (1,12), *Mesacanthion diplochma* (3,12),  
*Viscosia langrunensis* (2,10), *Daptonema kornoeense* (1,12), *Daptonema*  
*proprium* (2,9), *Paracyatholaimus pentodon* (0,12), *Chaetonema riemanni*,  
*Trefusia littoralis*, *Daptonema trichinus*, *Paralongicyatholaimus*  
*minutus*, *Paramesonchium belgicum*, *Metalinhomoeus biformis*,  
*Setosabatieria hilarula*, *Viscosia separabilis*, *Daptonema normandicum*,  
*Microlaimus acinaces*, *Synonchiella riemanni*  
- 5% - 26% : *Daptonema kornoeense* (0,9), *Odontophora rectangula* (0,9),  
*Daptonema riemanni*, *Paracanthonchus thaumasius*, *Paracyatholaimus*  
*pentodon*, *Prochromadorella longicaudata*

7.1.1.3. Vergelijking van de resultaten van de clusteranalyse en de  
Twinspan

Wanneer de resultaten van de Twinspan worden vergeleken met die van de drie clusteranalyses (voor elke campagne één), dan blijkt dat niet altijd dezelfde affiniteiten worden gevonden (Fig.7.6a,b,c en d). Zelfs de grotere clustergroepen zijn niet voor alle campagnes gelijk. Wel worden volgende affiniteiten steeds teruggevonden :

- stations 1, 26 en 32 (cfr. TWIN 4a)
- stations 65, 67 ( cfr. TWIN 3)
- stations 11, 18, 25, 28, 31, 39, 54 en 63 (cfr. TWIN 1a). Met uitzondering van de eerste campagne, wordt station 24 aan deze groep toegevoegd.
- station 3 isoleert zich onmiddellijk van de overige stations (cfr. TWIN 2).

In twee van de drie campagnes vertoont station 43 de grootste affiniteit voor de stations 37 en 45, die onderling ook steeds een grote affiniteit vertonen (cfr. TWIN 1b).



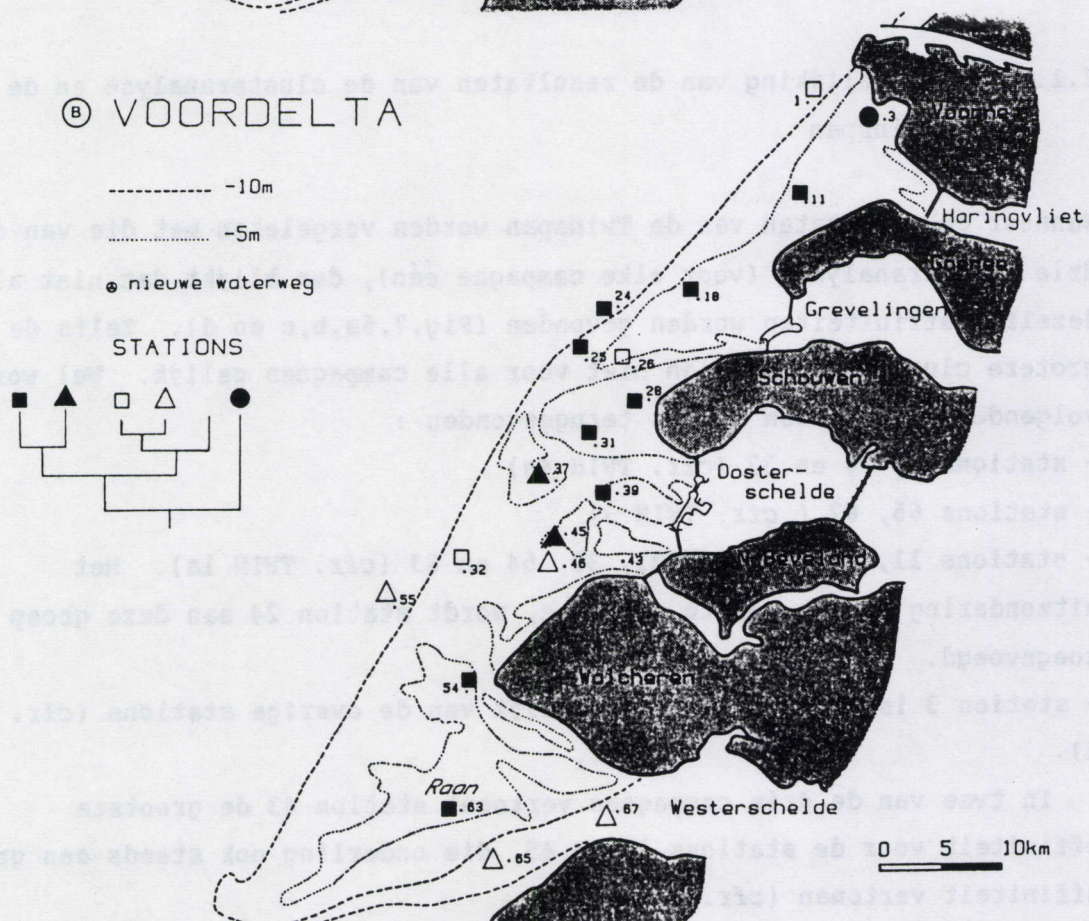
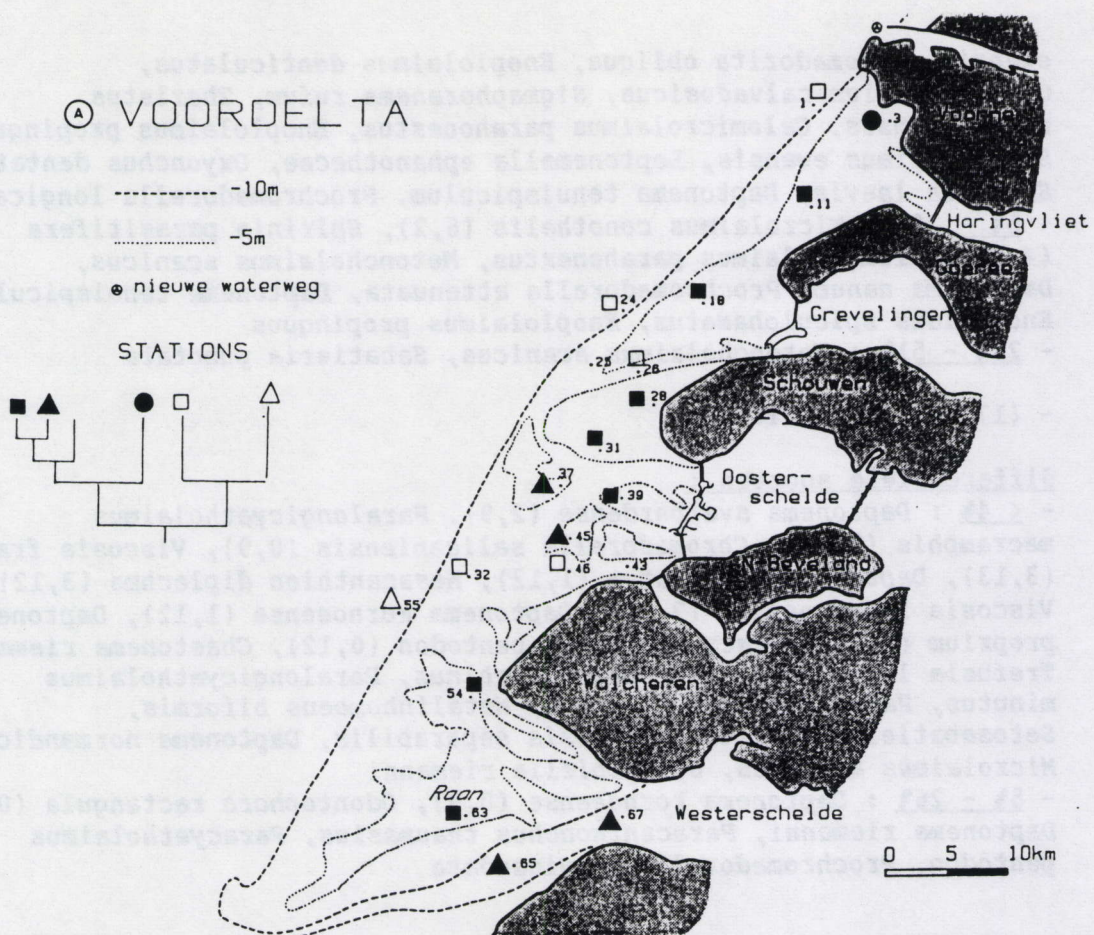
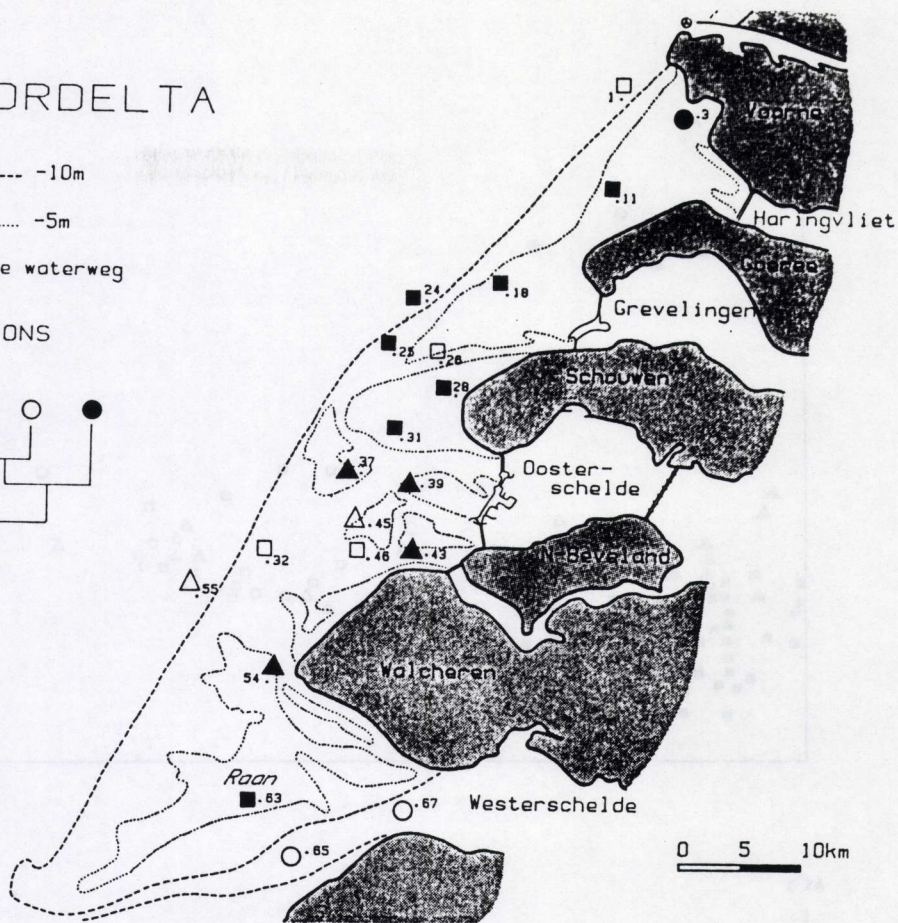
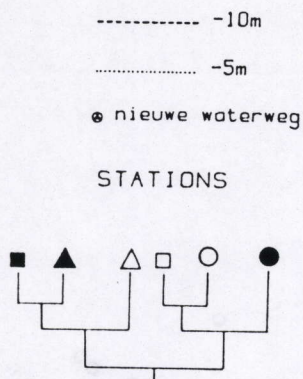


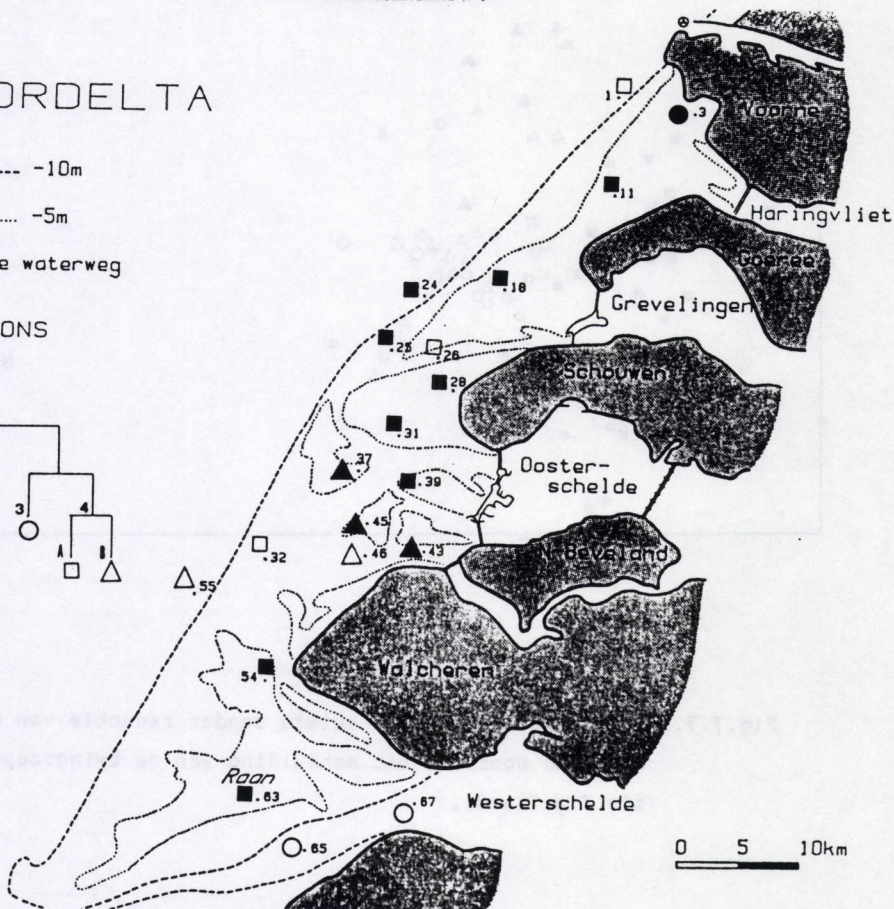
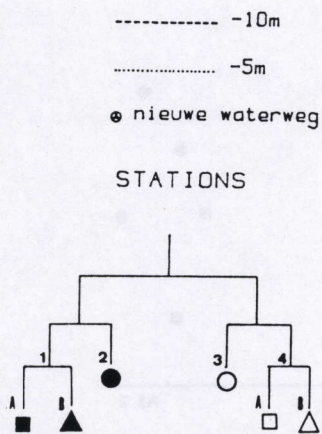
Fig.7.6.: Clustergroepen tijdens (a) het najaar '84; (b) het voorjaar '85; (c) het najaar '85.  
 (d) Twingroepen over de 3 campagnes samen.



© VOORDELTA



© VOORDELTA





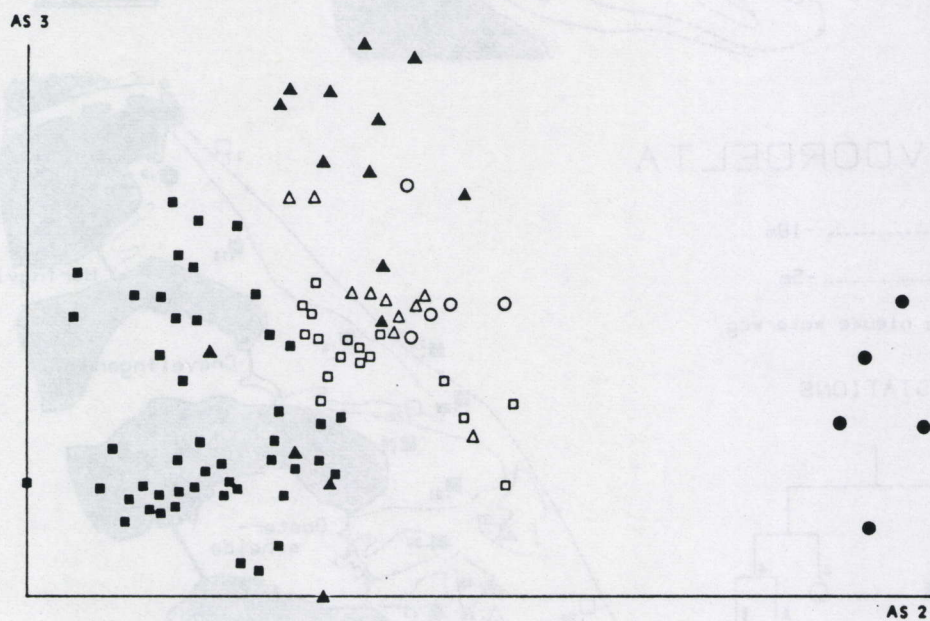
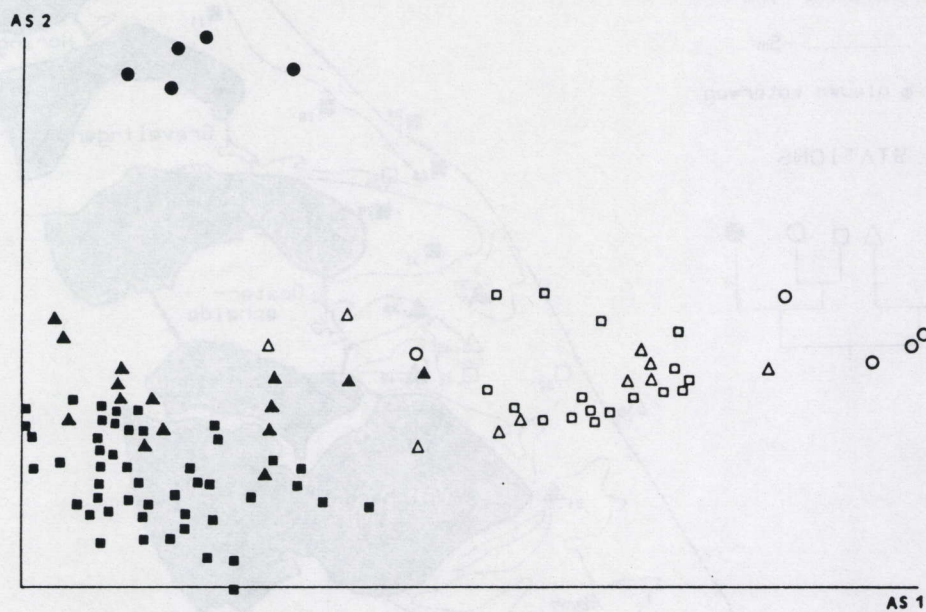


Fig.7.7.: Drie-dimensionele DCA-ruimte zonder reductie van de zeldzame soorten (met aanduiding van de twinggroepen : zie Fig.7.6.d).



Station 55 vertoont met uitzondering van de laatste campagne een relatief grote affiniteit voor station 46 (TWIN 4b).

Zoals reeds aangeduid herhalen dezelfde affiniteiten zich grotendeels in de Twinspan van de drie campagnes samen (Fig.7.6.d), rekening houdend met de gebruikte cutlevels. Daarom worden de resultaten van de globale Twinspan als representatief beschouwd voor de Voordelta.

#### 7.1.2. Ordinatie - Detrended Correspondence-Analyse

In deze studie werd een DCA uitgevoerd als aanvulling op de Twinspan. We beperken ons dus ook tot een analyse van de drie campagnes samen. Aangezien zeldzame soorten meestal een extreme positie vertonen over het verloop van de eerste twee assen, en de uiteindelijke resultaten onnodig kunnen vervormen, worden twee DCA's uitgevoerd : de eerste zonder (Fig.7.7.), de tweede met reductie van het gewicht van de zeldzame soorten (Fig.7.8.).

Zonder reductie van de zeldzame soorten zijn de twingroepen minder duidelijk van elkaar te onderscheiden (Fig.7.7.). Daarom is de bespreking van de resultaten beperkt tot de tweede analyse (met reductie (Fig.7.8.)).

Van elke as is de eigenwaarde (E.W.) gegeven. Dit is een maat voor de relatieve significantie van de respectievelijke as. De eigenwaarde van de drie eerste assen is van dezelfde grootte-orde. Enkel deze worden besproken.

##### AS 1 (E.W. = 0.666) (Fig.7.8.a)

De twee twingroepen, die bij de eerste dichotomie zijn gevormd, worden over het verloop van de eerste DCA-as van elkaar gescheiden. Binnen de eerste groep (links van as 2) wordt verder geen onderscheid gemaakt tussen TWIN 1a, 1b en 2. De tweede groep (rechts van as 2) wordt met uitzondering van een replica (van station 65), opgesplitst in TWIN 4 (a en b) enerzijds, en TWIN 3 anderzijds (uiterst rechts).

##### AS 2 (E.W. = 0.477) (Fig.7.8.a en b)

TWIN 1a en 4a, die over het verloop van deze as op dezelfde hoogte geplaatst zijn, onderscheiden zich van TWIN 1b, 2, 3 en 4b, die op hun beurt niet van elkaar te onderscheiden zijn over het verloop van as 2.



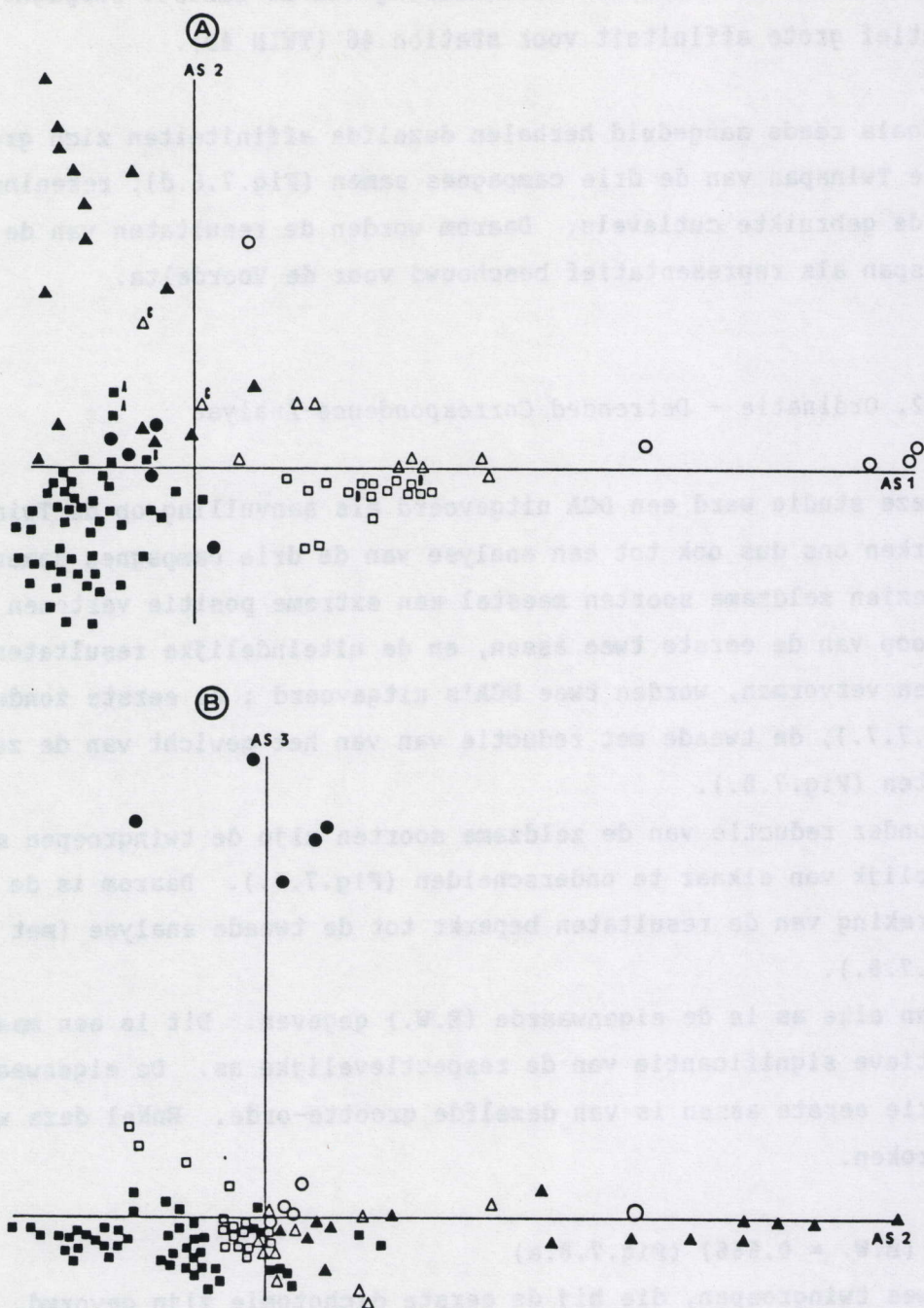


Fig.7.8.: Drie-dimensionele DCA-ruimte met reductie van de  
zeldzamesoorten (met aanduiding van de twinggroepen :  
zie Fig.7.6.d).



AS 3 (E.W. = 0.423) (Fig.7.8.b)

TWIN 2 isoleert zich zeer uitgesproken van de overige twingroepen, die voor de rest niet van elkaar te onderscheiden zijn.

#### 7.1.3. Vergelijking van de resultaten van de ordinatie en de classificatie

De twingroepen zijn relatief goed van elkaar onderscheidbaar over het verloop van de eerste drie DCA-assen (Fig.7.8.) Wel overlappen sommige twingroepen, doordat de afstand tussen replica's van verschillende twingroepen in de drie-dimensionele ruimte even klein en zelfs kleiner is dan de onderlinge afstand tussen de replica's binnen een twingroep. Dit is dikwijls het geval voor een replica die reeds vroeg in de hiërarchie van de Twinspan is afgescheiden van de overige replica's van het zelfde station (Fig.7.8.) :

- De replica's van station 37 (camp. 1) (A) die tot TWIN 1a behoren, worden in de DCA (2e as) dicht bij de replica's van TWIN 1b geplaatst, waartoe ook de overige replica's van station 37 behoren.
- Hetzelfde geldt voor het replica van station 45 (B), afkomstig van de tweede campagne.
- De replica's van de eerste campagne van station 67 (C) onderscheiden zich zowel van de stations van TWIN 3 als die van TWIN 4b volgens de eerste twee DCA assen. Hun affiniteit voor één van beide twingroepen is niet uitgesproken.

De replica's van station 46 (D), bemonsterd tijdens de tweede campagne worden zowel door de Twinspan als door de DCA afgesplitst van de overige replica's van station 46.

Deze resultaten bevestigen de representativiteit van de twingroepen voor de stationssimilariteiten.

#### 7.1.4. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

##### 7.1.4.1. Niet-parametrische test

Aan de hand van een Kruskal Wallis-test wordt er nagegaan op basis van welke abiotische parameters er significante verschillen bestaan tussen de twingroepen (Tabel 7.2. en 7.3.).



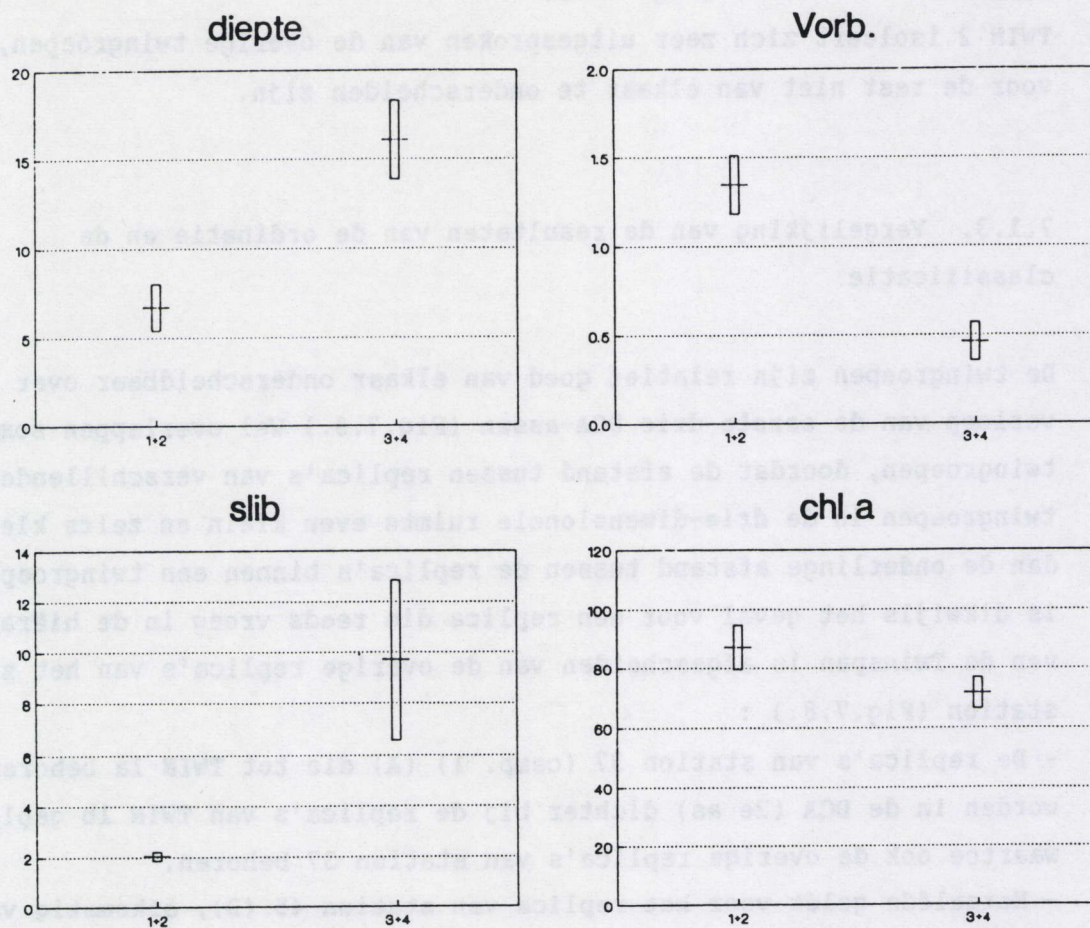


Fig.7.9.: Gemiddelde ( $\pm$  S.F.) per twingroep (na de eerste dichotomie) van de abiotische omgevingsfactoren op basis waarvan deze twingroepen significant verschillen.

	A		B		C	
	K	p	K	p	K	p
Sortering	1.805	0.170	2.939	0.401		
Skewness	0.286	0.590	2.105	0.551		
Md (mm)	0.691	0.400	11.882	0.008	35.676	0.000
Slib (%)	16.188	0.000	16.886	0.001	18.478	0.002
Grint (%)	3.290	0.070	5.108	0.164	14.542	0.013
Diepte	30.203	0.000	35.213	0.000	37.568	0.000

Tabel 7.2.: Kruskal Wallis-test tussen de twingroepen op basis van de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte)  
A. na de eerste dichotomie (2 groepen); B. na de tweede dichotomie (4 groepen); C. na de derde dichotomie (6 groepen) (n = 60; p = significantie)



	A		B		C	
	K	p	K	p	K	p
Chl a	6.440	0.011	6.666	0.080	10.901	0.053
% zoet water	0.014	0.900	5.016	0.170	8.008	0.156
zw.st.	0.014	0.900	4.787	0.180	4.975	0.410
Vorb.	9.805	0.002	11.075	0.011	12.756	0.026
Vmax.	2.162	0.140	7.202	0.066	12.282	0.030

Tabel 7.3.: Kruskal Wallis-test tussen de twinggroepen op basis van de abiotische omgevingsfactoren (waterkwaliteit en hydrodynamiek) (A, B en C : zie Tabel 7.2.; n = 20; p = significantie

(a) Md. (mm)				
	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	*	.	*
TWIN 2		////	*	.
TWIN 3			////	*
TWIN 4				////

(b) slib (%)				
	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	.	*	*
TWIN 2		////	.	.
TWIN 3			////	.
TWIN 4				////

(c) diepte (m)				
	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	*	*	*
TWIN 2		////	*	*
TWIN 3			////	.
TWIN 4				////

(d) Orbitaalsnelheid (m/s)				
	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	.	*	*
TWIN 2		////	*	*
TWIN 3			////	*
TWIN 4				////

Tabel 7.4...: Multipele vergelijking van de 4 twinggroepen (na de 2e dichotomie) na een Kruskal Wallis-test op basis van (a) de Mediane korrelgrootte; (b) de slib-



De twee twinggroepen die bij de eerste dichotomie zijn gevormd, zijn hoog significant verschillend voor de slibfractie en de diepte (Tabel 7.2.). Ze zijn laag significant verschillend voor het chlorofyl a-gehalte en de orbitaalsnelheid (Tabel 7.3.). In Fig.7.9. is per twinggroep de gemiddelde waarde van deze parameters uitgezet, samen met hun respectievelijke standaardfout.

De vier twinggroepen, die na de tweede dichotomie zijn gevormd, zijn eveneens voor de slibfractie en de diepte hoog significant verschillend (Tabel 7.2.). Ze zijn laag significant verschillend voor de mediane korrelgrootte (Tabel 7.2.) en de orbitaalsnelheid (Tabel 7.3.). Aan de hand van een *a posteriori* test (Conover, 1971) wordt nagegaan welke twinggroepen significant verschillen van elkaar. Dit wordt samengevat in Tabel 7.4. en Fig.7.10.

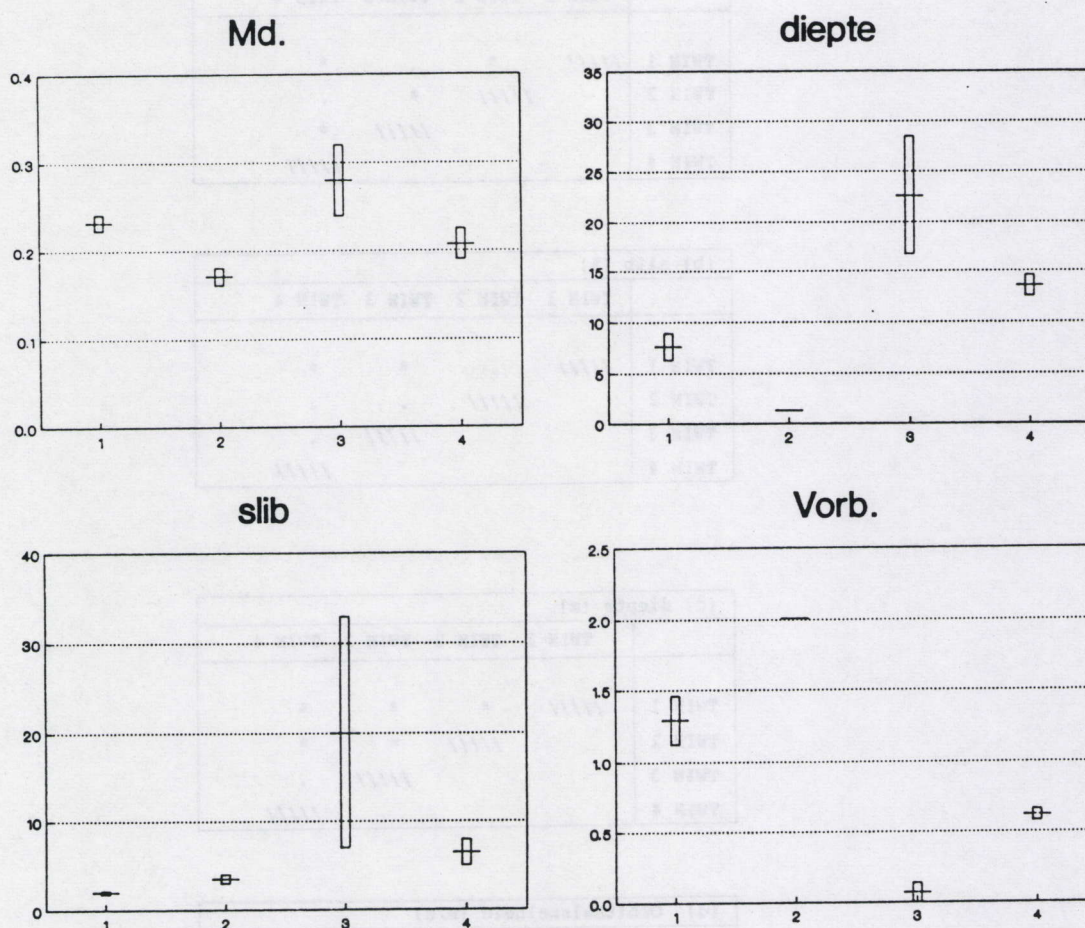


Fig.7.10.: Gemiddelde ( $\pm$  S.F.) per twinggroep (na de tweede dichotomie) van de abiotische omgevingsfactoren op basis waarvan deze twinggroepen significant verschillen.



(a) Md. (mm)						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	*	*	*	*
TWIN 1b		//////	*	.	*	.
TWIN 2			//////	*	.	*
TWIN 3				//////	*	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

(b) slib (%)						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	.	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	*	*	.
TWIN 2			//////	.	*	.
TWIN 3				//////	.	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

(c) grint (%)						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	.	.	.	*
TWIN 1b		//////	.	.	.	.
TWIN 2			//////	.	.	.
TWIN 3				//////	.	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

(d) diepte (m)						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	*	*	*	*
TWIN 1b		//////	*	*	*	*
TWIN 2			//////	*	*	*
TWIN 3				//////	*	.
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

(e) orbitaalsnelheid						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	.	*	*	*
TWIN 1b		//////	.	*	.	.
TWIN 2			//////	*	*	*
TWIN 3				//////	.	.
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

(f) maximale stroomsnelheid						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	.	*	.	*
TWIN 1b		//////	*	.	*	.
TWIN 2			//////	*	.	*
TWIN 3				//////	*	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

Tabel 7.5.: Multipele vergelijking van de 6 twingroepen (na de 3e dichotomie) na een Kruskal Wallis-test op basis van (a) de mediane korrelgrootte; (b) de slibfractie; (c) de grintfractie; (d) de diepte; (e) de orbitaalsnelheid; (f) de maximale stroomsnelheid. (\* zijn significant verschillende twingroepen;  $p = 0.05$ ).



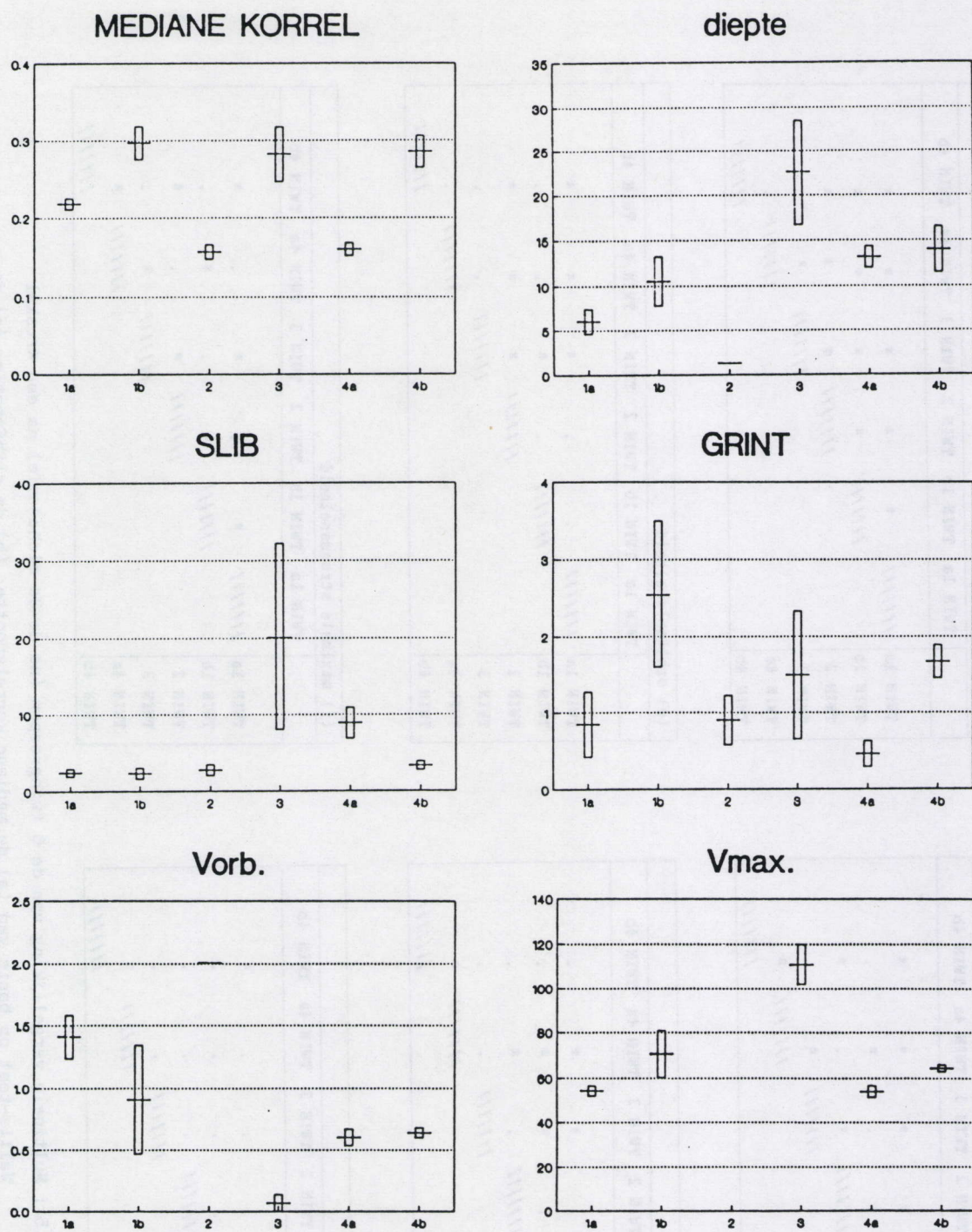


Fig.7.11.: Gemiddelde ( $\pm$  S.F.) per twingroep (na de derde dichotomie) van de abiotische omgevingsfactoren op basis waarvan deze twingroepen significant verschillen.



De zes twingroepen, die uiteindelijk worden onderscheiden, zijn hoog significant verschillend op basis van de mediane korrelgrootte en de diepte (Tabel 7.2.). Ze verschillen laag significant voor de slib- en de grintfractie (Tabel 7.2.), de orbitaal-snelheid en de maximale stroomsnelheid (Tabel 7.3.). De significante verschillen zijn aangeduid in Tabel 7.5. en Fig.7.11.

In Fig.7.12 zijn voor elke dichotomie de abiotische factoren gegeven die significant verschillen tussen beide gevormde twingroepen (of met ander woorden de factoren die het habitat van de respectievelijke stations karakteriseren, en die geassocieerd zijn met bepaalde type-gemeenschappen). Indien één van de zes uiteindelijke twingroepen zich van alle overige twingroepen onderscheiden op basis van één van de abiotische factoren, dan is dit eveneens aangeduid op deze figuur.

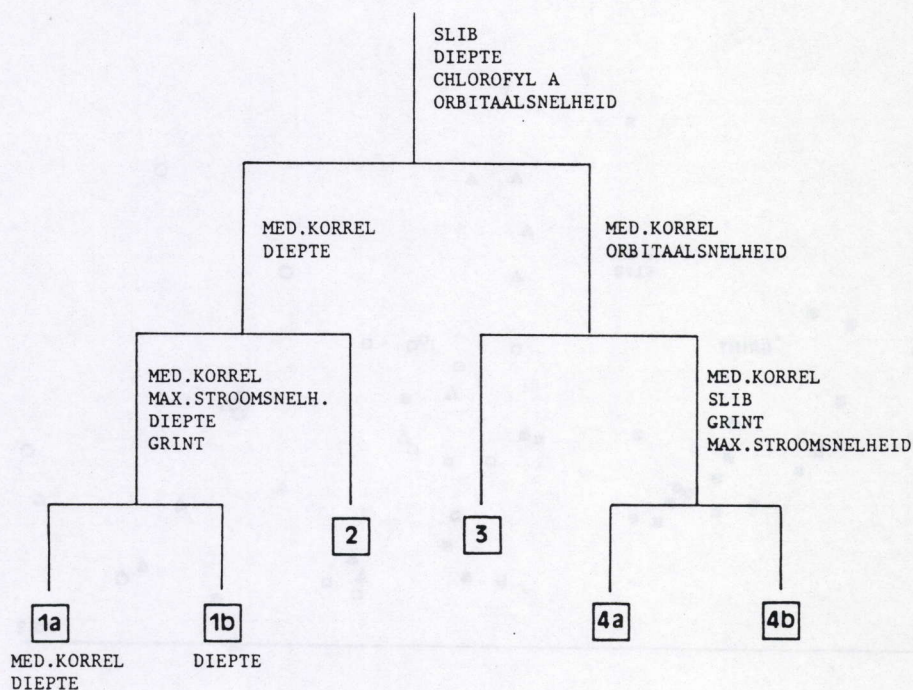


Fig.7.12.: Samenvatting van de Kruskal Wallis-test tussen de twingroepen op basis van de abiotische omgevingsfactoren (voor elke dichotomie is aangeduid welke abiotische factoren significant verschillen tussen de respectievelijke twingroepen. Indien een twingroep zich op basis van één van de abiotische parameters significant onderscheidt van alle overige twingroepen dan is dit eveneens aangeduid.



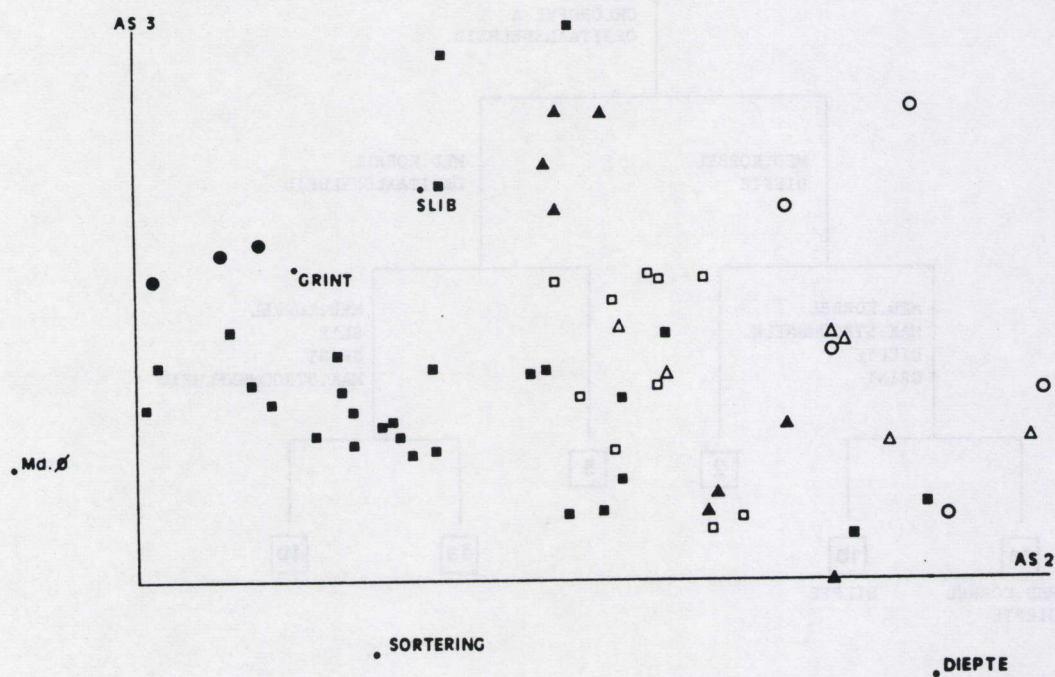
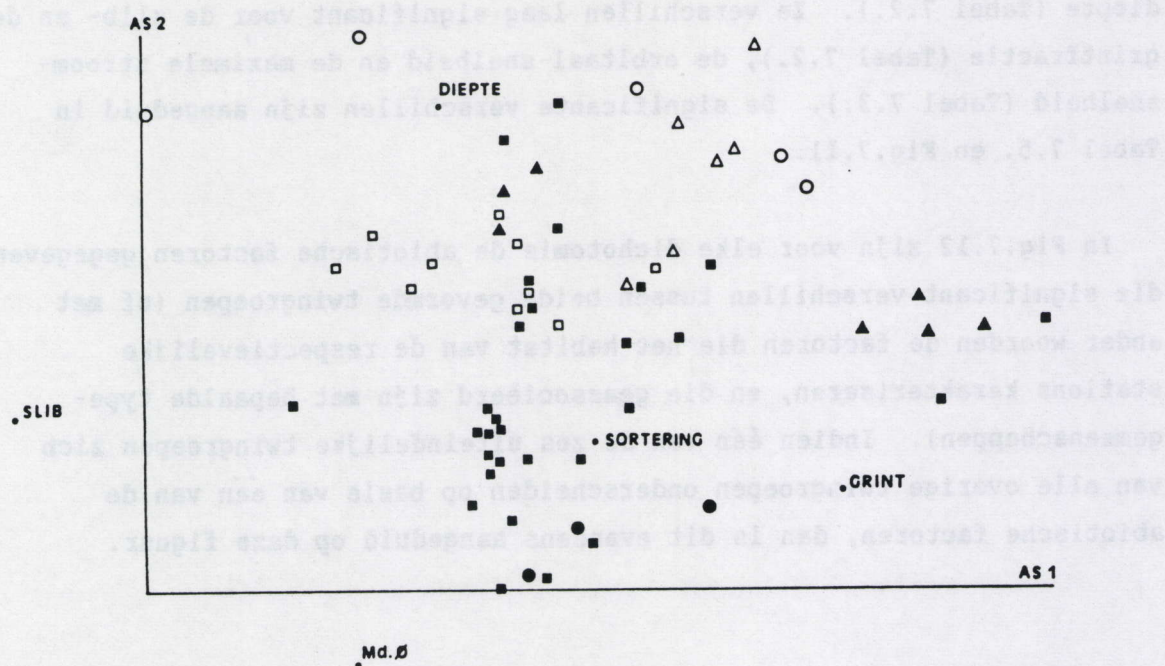


Fig.7.13.: De drie-dimensionele DCA-ruimte op basis van de sedimentologische en bodemmorfologische eigenschappen van de stations (met aanduiding van de twingroepen gevormd op basis van de soortensamenstelling : zie Fig.7.6.d).



#### 7.1.4.2. Correlaties van de DCA-assen met de abiotische omgevingsfactoren

In Tabel 7.6. zijn de correlaties berekend tussen de scores op de DCA-assen en verscheidene abiotische factoren (Md.( $\emptyset$ ), sortering, scheefheid, slib, grint en diepte). De eerste as is gecorreleerd met de slibfractie, de grintfractie en de diepte. As 2 is significant gecorreleerd met de mediane korrelgrootte, de sortering, de grintfractie en de diepte, terwijl as 3 gecorreleerd is met de mediane korrelgrootte.

	As 1		As 2		As 3	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
sortering	-	-	0.390	0.001	-	-
skewness	-	-	-0.234	0.036	-	-
Md (mm)	-	-	-0.490	0.001	0.253	0.025
slib %	0.535	0.001	-	-	-	-
grint %	0.358	0.002	0.478	0.001	-	-
diepte	0.666	0.001	0.469	0.001	-	-

Tabel 7.6.: Significante ( $P \leq 0.05$ ) Spearman rank-correlatie-coëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de DCA-assen (na reductie) en de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte) (p = significantie; - is niet significant; n = 60)

#### 7.1.4.3. DCA aan de hand van de abiotische factoren.

Een *detrended correspondence* analyse waarbij de soorten zijn vervangen door de abiotische factoren, toont de (dis-)similariteiten tussen de stations aan de hand van hun habitat. Een DCA werd uitgevoerd voor vijf factoren en zestig staalnames (3 campagnes voor 20 stations). De bestudeerde factoren zijn mediane korrelgrootte ( $\emptyset$ ), sortering van het sediment, slibfractie, grintfractie en diepte.

De eigenwaarde van as 1 (= 0.335) is achtmaal groter dan de eigenwaarde van as 2 (= 0.0415), waaruit blijkt dat de gradiënt volgens as 1 veruit de belangrijkste is. Wanneer de abiotische factoren worden geordend in de drie-dimensionale ruimte (Fig.7.13.), dan blijkt volgens as 1 vooral een slib-grint gradiënt belangrijk te zijn, met slib links en grint rechts langs as 1 (Fig.7.13a).

Volgens as 2 is een gradiënt van de diepte tegenover de mediane korrel ( $\emptyset$ ) het meest uitgesproken (met de diepte bovenaan en de mediane korrelgrootte onderaan) (Fig.7.13a).

Sortering is noch met as 1, noch met as 2 gecorreleerd. As 3 stelt



eerder een sorteringsgradiënt voor, aangezien langs deze as de sorteringscoëfficiënt tegenover het percentage slib en het percentage grint komt te staan (Fig.7.13b).

Wanneer de twingroepen worden aangeduid op de DCA-grafiek (Fig.7.13) van de abiotische factoren, dan blijkt dat deze groepen zich niet eenduidig onderscheiden. Niettegenstaande de hier gevormde stationsgroepen niet overeenkomen met de twingroepen, vertoont de ordening van de zes twingroepen over de drie eerste DCA-assen wel een trend :

- De twee twingroepen, die bij de eerste dichotomie van de Twinspan zijn gevormd, onderscheiden zich niet van elkaar op basis van deze analyse.
- De meeste stations van TWIN 1a bevinden zich halverwege de slib-grint as en zijn relatief ondiep. Ze zijn verder gekenmerkt door een relatief goede sortering van het sediment.
- TWIN 1b splitst zich op in twee groepen volgens de eerste as (slib-grint gradiënt) en in mindere mate over de 2e as (diepte-sorteringsgradiënt). Deze onderverdeling reflecteert zich niet in de soortensamenstelling.
- De stations van TWIN 2 zijn fijnzandig en ondiep.
- De stations van TWIN 3 zijn relatief diep en grofzandig. Ze zijn verspreid over gans de slib-grint gradiënt.
- TWIN 4 zijn nog relatief diepe stations. De verdere opsplitsing van deze groep in TWIN 4a en TWIN 4b op basis van de soortensamenstelling is gekoppeld aan de slib-grintgradiënt.

#### 7.1.4.4. Discriminantanalyse

In deze studie werd reeds een niet-parametrische test gebruikt om aan te tonen op basis van welke abiotische factoren de verschillende twingroepen zich van elkaar onderscheiden. Aan de hand van een discriminantanalyse wordt nagegaan of de lineaire combinatie van de verschillende abiotische factoren geen betere discriminant is voor de verschillende twingroepen dan de afzonderlijke factoren, en op basis van welke factoren de twingroepen zich het meest onderscheiden.

Verder wordt bij discriminantanalyse voor elke variabele die in de analyse is betrokken een 'gewichtscoefficiënt' (= gestandaardiseerde discriminantfunctie-coëfficiënt) berekend, welke een maat is voor de



relatieve bijdrage van elke variabele tot de respectievelijke functies : hoe groter de absolute waarde van de discriminantiefunctie-coëfficiënten, hoe groter het belang van de variabele in kwestie in het onderscheiden van de groepen.

Oorspronkelijk zijn tien variabelen in de analyse betrokken : sortering, mediane korrelgrootte, slibfractie, grintfractie, chlorofyl a-gehalte, % zoet water, zwevende stofgehalte, orbitaalsnelheid, maximale stroomsnelheid en diepte. Door middel van een stapsgewijze selectiemethode worden onafhankelijke variabelen uitgeselecteerd op basis van de discriminerende informatie die ze bezitten. Sommige variabelen zijn immers niet verschillend tussen de twingroepen.

Een ander aspect waarmee rekening wordt gehouden in deze analyse is dat eventuele onderlinge afhankelijkheid van de variabelen wordt geëlimineerd. Wanneer een variabele wordt geselecteerd op basis van zijn discriminerende eigenschappen, kunnen eerder geselecteerde variabelen hun waarde verliezen en geëlimineerd worden, omdat de informatie die ze bevatten nu beschikbaar is in een combinatie van andere variabelen. De selectie van variabelen houdt op wanneer de overblijvende variabelen niet langer bijdrage tot het onderscheiden van de twingroepen.

In onze studie gebeurt deze selectie op basis van de globale multivariate F-ratio, die verschillen tussen groepsgemiddelden, en de homogeniteit binnen elke groep nagaat. Hoe groter de F-ratio, die bij elke selectie van een nieuwe variabele wordt gevonden, hoe groter de discriminerende informatie verkregen door selectie van deze variabele en hoe kleiner de Wilk's lambda-waarde (een maat voor de discriminerende kracht).

Hieronder zijn de uitgeselecteerde variabelen gegeven, samen met de respectievelijk lambdawaarden :

	lambda	significantie
Vmax.	0.174	0.0001
Md (mm)	0.066	0.0000
Diepte	0.026	0.0000
slib	0.014	0.0000
chlorofyl a	0.006	0.0000



Een lineaire combinatie van deze variabelen volstaat om 89.8 % van de variatie tussen de twingroepen te verklaren. De tweede discriminantfunctie is niet meer significant (eigenwaarde van functie 1 = 24.425; eigenwaarde van functie 2 = 1.828). Een chi-kwadraat toont de statistische significantie aan van de eerste discriminantfunctie ( $\lambda = 0.006$ ,  $\chi^2 = 67.79$ ,  $df = 25$ ,  $sign. = 0.000$ ). Na deze functie blijft er slechts weinig informatie over voor het onderscheiden van de respectievelijke twingroepen ( $\lambda = 0.167$ ,  $\chi^2 = 24.10$ ,  $df = 16$ ,  $sign. = 0.0872$ ).

In de eerste functie bedragen de gestandaardiseerde discriminantfunctie-coëfficiënten van de variabelen :

Md (mm)	2.006
slib	1.961
chlorofyl a	0.783
Vmax.	1.639
Diepte	- 1.875

Of met ander woorden de mediane korrel, gevolgd door de slibfractie, de diepte en de maximale stroomsnelheid zijn de belangrijkste variabelen in de discriminantfunctie. De twingroepen kunnen het best onderscheiden worden op basis van deze variabelen. De bijdrage van het chlorofyl a-gehalte in deze functie is het kleinst.

Een a posteriori classificatieroutine (Tabel 7.7.), die als controle wordt uitgevoerd is in staat om 95 % van de stations te herkennen als leden van de twingroep waartoe ze in werkelijkheid ook behoren. Dit bevestigt de significantie van de discriminantfuncties.

groep	N	1	2	3	4	5	6
TWIN 2	1	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
TWIN 1b	3	0 (0%)	3 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
TWIN 1a	9	0 (0%)	0 (0%)	8 (88.9%)	0 (0%)	1 (11.1%)	0 (0%)
TWIN 4a	3	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	3 (100%)	0 (0%)	0 (0%)
TWIN 4b	2	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (100%)	0 (0%)
TWIN 3	2	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (100%)

Tabel 7.7.: 'A posteriori' classificatieroutine van de discriminantanalyse : 95 % van de stations (N) worden correct geplaatst op basis van de discriminantfuncties.



Elke discriminantfunctie kan nu als een onafhankelijke as grafisch worden voorgesteld; concreet betekent dit in twee-dimensies, waarvan alleen as 1 significant is. In Fig.7.14. zijn per twingroep de groepscentroiden of groepsgemiddelden en de gestandaardiseerde discriminantfunctie-coëfficiënten van de verschillende variabelen, gecombineerd met de individueel gemeten waarde van deze variabele, uitgezet ten opzicht van de eerste twee assen. Hieruit (Fig.7.14) blijkt dat vooral TWIN 3 (stations 65 en 67) zich onderscheidt van de overige twingroepen op basis van de eerste discriminantfunctie. Deze stations zijn veel slibrijker, dieper en gekenmerkt door grotere stroomsnelheden dan de overige stations. Het onderscheid tussen TWIN 4a en TWIN 3 is het meest uitgesproken. De maximale stroomsnelheid en de mediane korrelgrootte verschillen het meest tussen beide stations. TWIN 1b ligt het

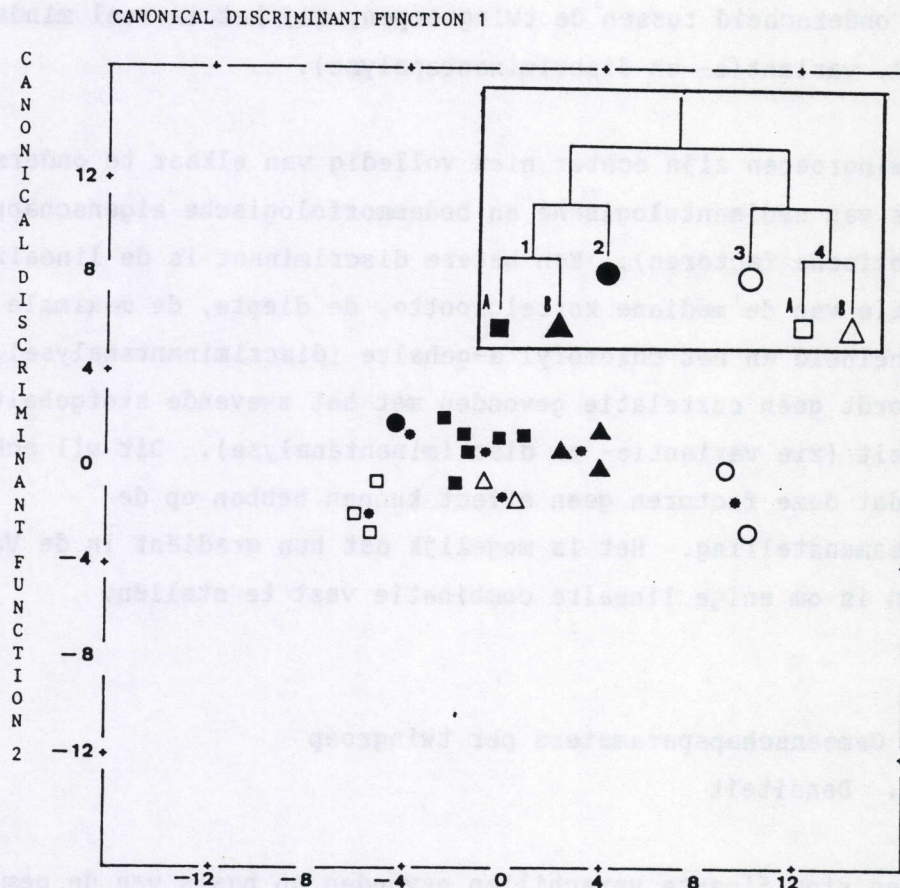


Fig.7.14.: De discriminantruimte gevormd door de eerste twee discriminantfuncties met aanduiding van de groepscentroiden (\*) van de twingroepen (de symbolen van de twingroepen zijn gegeven in de inzet rechts boven in de discriminantruimte).



dichtst bij TWIN 3. Vooral station 43 van deze twingroep is gekenmerkt door een hoge maximale stroomsnelheid. Verder zijn de stations van TWIN 1B gekenmerkt door een mediumzandig substraat. TWIN 4b en TWIN 1a zijn moeilijker van elkaar te onderscheiden, terwijl TWIN 2 intermediair tussen TWIN 4a en TWIN 1a ligt.

#### 7.1.4.5. Samenvatting

De mediane korrelgrootte en de slibfractie zijn de belangrijkste factoren op basis waarvan de twingroepen zich van elkaar onderscheiden (zie variantie- en discriminantanalyse). De diepte welke gecorreleerd is met de slibfractie, de orbitaalsnelheid en het chlorofyl a-gehalte, is ook een belangrijke factor (zie variantie- en discriminantanalyse).

Verder dragen de sortering van het sediment en de grintfractie nog bij tot het onderscheid tussen de twingroepen, zij het in veel mindere mate (zie DCA, variantie- en discriminantanalyse).

De twingroepen zijn echter niet volledig van elkaar te onderscheiden op basis van sedimentologische en bodemmorfologische eigenschappen (zie DCA abiotische factoren). Een betere discriminant is de lineaire combinatie van de mediane korrelgrootte, de diepte, de maximale stroomsnelheid en het chlorofyl a-gehalte (discriminantanalyse).

Er wordt geen correlatie gevonden met het zwevende stofgehalte en de saliniteit (zie variantie- en discriminantanalyse). Dit wil echter niet zeggen dat deze factoren geen effect kunnen hebben op de soortensamenstelling. Het is mogelijk dat hun gradiënt in de Voordelta te klein is om enige lineaire combinatie vast te stellen.

#### 7.1.5. Gemeenschapsparemeters per twingroep

##### 7.1.5.1. Densiteit

Er worden significante verschillen gevonden op basis van de gemiddelde densiteit tussen de verschillende twingroepen, gevormd op alle hiërarchische niveau's (Tabel 7.8.). TWIN 1a en TWIN 1b onderscheiden zich beide van alle overige twingroepen door hun lage densiteiten (Fig. 7.15. en Tabel 7.9.a). TWIN 4a en TWIN 2 onderscheiden zich door



	A		B		C	
	K	p	K	p	K	p
Densiteit	10.745	0.001	20.860	0.000	30.170	0.000
N <sub>0</sub>	3.885	0.040	10.798	0.013	15.540	0.008
N <sub>1</sub>	9.705	0.002	20.723	0.000	22.865	0.000
N <sub>2</sub>	9.087	0.003	18.961	0.000	20.230	0.001
E <sub>10</sub>	7.751	0.005	11.501	0.009	12.661	0.020

Tabel 7.8.: Kruskal Wallis-test tussen de twingroepen op basis van de densiteit en op basis van verschillende diversiteitsindices. Voor A, B en C zie Tabel 7.2. (p = significantie; n:60)

hun hoge densiteiten. TWIN 3 en TWIN 4b zijn gekenmerkt door een intermediaire positie tussen TWIN 4a en TWIN 2 enerzijds, en TWIN 1b anderzijds.

#### 7.1.5.2. Diversiteit

Er worden significante verschillen gevonden op basis van de diversiteit en evenness tussen de zes twingroepen (gevormd op basis van de soortensamenstelling) (Tabel 7.8.). Deze verschillen zijn aangeduid in Tabel 7.9b,c en d. Fig.7.16 toont dat TWIN 1a wordt gekenmerkt door de

#### densiteit

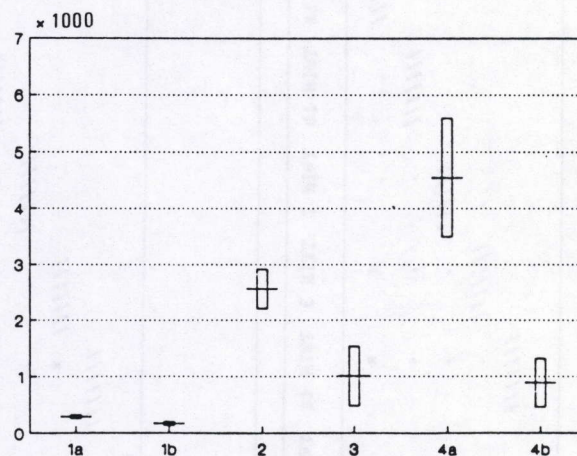


Fig.7.15.: Gemiddelde ( $\pm$  S.F.) densiteit per twingroep



[illegible]

Fig.7.5.: Twee-wegs tafel : classificatie van de stations (horizontaal) en classificatie van de 100 meest abundante soorten (vertikaal) met hun respectievelijke cutlevel.



(a) densiteit ( $N/10 \text{ cm}^2$ )						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	*	.	*	.
TWIN 1b		//////	*	*	*	*
TWIN 2			//////	*	.	*
TWIN 3				//////	*	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

(b) aantal soorten $N_0$						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	*	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	.	.	.
TWIN 2			//////	.	.	.
TWIN 3				//////	.	.
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

(c) diversiteit $N_1$						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	.	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	*	.	.
TWIN 2			//////	.	.	.
TWIN 3				//////	*	*
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

(d) diversiteit $N_2$						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	*	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	*	.	.
TWIN 2			//////	.	.	.
TWIN 3				//////	*	*
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

(e) evenness $E_{10}$						
	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	.	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	.	.	.
TWIN 2			//////	.	.	.
TWIN 3				//////	.	.
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

Tabel 7.9.: Multipele vergelijking van de 6 twingroepen na een Kruskal Wallis-test op basis van (a) de densiteit; (b) het aantal soorten  $N_0$ ; (c) de diversiteit  $N_1$ ; (d) de diversiteit  $N_2$  en (e) de evenness  $E_{10}$ . (\* zijn significant verschillende twingroepen;  $p = 0.05$ )



grootste diversiteit. In TWIN 1b, 4a en 4b is de diversiteit iets lager, en onderling niet significant verschillend. De laagste diversiteit is gekoppeld aan TWIN 3. De diversiteit in TWIN 2 is intermediair tussen TWIN 3 en TWIN 4b.

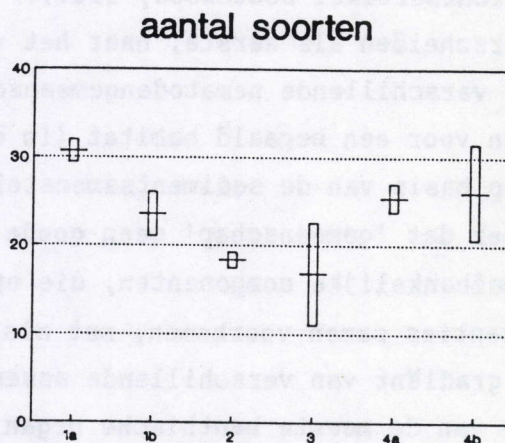
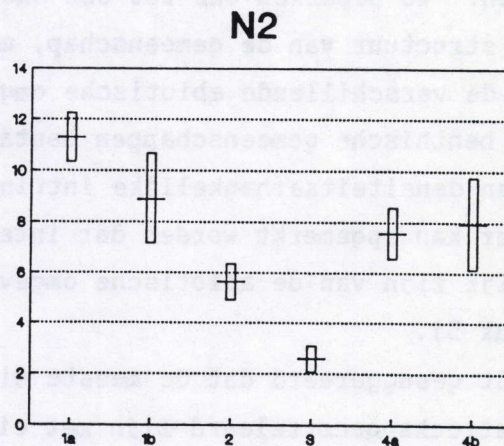
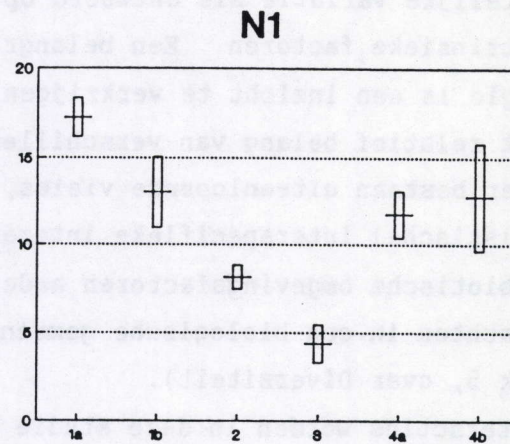


Fig.7.16.: Gemiddelde ( $\pm$  S.F.) per twingroep van de diversiteits-indices op basis waarvan deze twinggroepen significant van elkaar verschillen.



## 7.2. Discussie

### 7.2.1. Inleiding

De structuur van een biologische gemeenschap (o.a. de soorten-samenstelling en de soortenabundanties) wordt gekenmerkt door een temporele en ruimtelijke variatie als antwoord op verscheidene intrinsieke en extrinsieke factoren. Een belangrijke doelstelling van de gemeenschapsecologie is een inzicht te verkrijgen in de oorzaak van deze variatie en in het relatief belang van verschillende structurerende factoren. Hierover bestaan uiteenlopende visies, waarbij naargelang de school, (deterministische) interspecifieke interacties enerzijds, en (stochastische) abiotische omgevingsfactoren anderzijds als belangrijkste structurerende krachten in een biologische gemeenschap worden beschouwd (zie ook Hoofdstuk 5, over Diversiteit).

Biologische interacties worden in deze studie niet expliciet in beschouwing genomen. We beperken ons tot een analyse van de relatie die bestaat tussen de structuur van de gemeenschap, meer bepaald de soorten-samenstelling, en de verschillende abiotische omgevingsgradiënten. Vooral in mariene bentische gemeenschappen bestaan er weinig gegevens over het belang van densiteitsafhankelijke intrinsieke factoren, zoals competitie. Verder kan opgemerkt worden dat interspecifieke interacties indirect afhankelijk zijn van de abiotische omgeving (Maurer, 1987) (zie discussie Hoofdstuk 5).

Reeds lang wordt gesuggereerd dat de meeste eigenschappen van een gemeenschap rechtstreeks gecorreleerd zijn met eigenschappen van het habitat (zie overzichtsartikel Southwood, 1987). Gerlach (1953, 1958) en Wieser (1960) onderscheiden als eerste, naar het voorbeeld van macrofaunastudies, verschillende nematodengemeenschappen die telkens karakteristiek zijn voor een bepaald habitat (in de eerste plaats gekarakteriseerd op basis van de sedimentsamenstelling). Daarnaast stelt Wieser (1960) echter dat 'gemeenschap' geen goede term is voor een verzameling van onafhankelijke componenten, die op basis van hun ecologische preferenties samen voorkomen, met als gevolg het ontstaan van een zeer subtiële gradiënt van verschillende assemblages. De hypothese dat de distributie van de meeste bentische organismen onderling onafhankelijk is, en continu is over het verloop van specifieke habitatsgradiënten, is ondertussen herhaaldelijk bekrachtigd voor zowel macro- als meiobenthische gemeenschappen (o.a. Mills, 1971; Warwick, 1971; Ward, 1973 en Juario, 1975).



Aangezien nu elke fauna typisch is voor zijn respectievelijk habitat, is het ook vanzelfsprekend dat binnen een bepaald geografisch gebied gelijkaardige gemeenschappen worden teruggevonden in gelijkaardige biotopen. Bovendien bestaan er zogenaamde 'parallele nematoden-gemeenschappen' (naar de definitie van Thorson (1957)). Dit zijn specifieke soortenassociaties, die overal ter wereld in gelijkaardige habitaten worden teruggevonden, zij het dat de meeste soorten vervangen zijn door aanverwante soorten (zelfde familie, genus of voedingstype) (zie overzichtsartikel Heip et al., 1985).

In deze verhandeling wordt voor elk habitatstype in de Voordelta een geassocieerde 'type-gemeenschap' beschreven, waarbij eventueel wordt gerefereerd naar gelijkaardige gemeenschappen, gekend uit andere studies. Verder wordt de individuele en gezamenlijke impact van alle mogelijke abiotische factoren op de ruimtelijke en temporele variabiliteit van de bestudeerde gemeenschappen besproken.

De gemeenschapsecologie wordt de laatste decennia gedomineerd door de ontwikkeling van algemene modellen met als doel de organisatie van elke biologische gemeenschap te verklaren (o.a. Caswell, 1976; Connel, 1978; Huston, 1979 en Hughes, 1984). Elk taxon heeft echter een eigen bionomische en geologische geschiedenis, zodat verschillende aspecten van de gemeenschapsecologie variëren naargelang het taxon (Schoener, 1986 : in Maurer, 1987; Southwood, 1987). Dit dwingt tot een zeer kritische interpretatie van de output van dergelijke algemene modellen. Vandaar dat het belang van ecologische veldstudies, zoals deze, ook al belichten ze slechts een fractie van het totale ecosysteem, niet mag onderschat worden.

#### 7.2.2. Variabiliteit binnen de stations

##### 7.2.2.1. Ruimtelijke variabiliteit

De studie van sublittorale benthische gemeenschappen onderscheidt zich van de meeste andere ecologische studies (1) omdat geen strikt afgebakende grenzen tussen de verschillende habitatstypen bestaan, en (2) omdat deze gemeenschappen meestal niet met de hand worden bemonsterd. Beide aspecten hebben tot gevolg dat de studie beperkt is tot een verzameling van individuen (= staal) waarvan men de representativiteit voor de reële fauna, aanwezig in het bestudeerd habitatstype, niet kent (Stephenson, 1973; Pearson en Rosenberg, 1987). Daarom worden per



station en per staalnamecampagne meerdere replica's (in deze studie twee) bestudeerd, zodat een idee wordt verkregen van de variatie inherent aan de gemeenschap; en de betrouwbaarheid van de gebruikte procedure wordt gemeten door de onderlinge similariteiten tussen de replica's.

Uit de clusteranalyse op basis van de kwantitatieve Bray-Curtis-similariteitsindex is gebleken dat in 95 % van de stalen de variatie tussen de replica's van een station kleiner is dan de variatie tussen de stations. Uitzonderingen (station 37) kunnen het gevolg zijn van verschillende factoren waaronder de belangrijkste zijn :

- inefficiëntie van de staalnameprocedure (methode)
- heterogeniteit van het habitat op micro-schaal of 'patch'-vorming (habitat)

Methode : Bij gebruik van een kwalitatieve index (Sørensen), waarbij alleen rekening wordt gehouden met de aan- en afwezigheid van soorten, komt het meer voor dat de similariteiten binnen een station kleiner zijn dan de similariteiten tussen de stations. De variatie binnen een station is dus vooral te wijten aan de afwezigheid van de minst abundante of zeldzame soorten in bepaalde replica's. Enerzijds is de kans op bemonstering van deze soorten kleiner (variatie is inherent aan de gemeenschap), en anderzijds is de kans groter dat deze soorten verloren gaan tijdens de extractieprocedure.

Bij gebruik van een kwantitatieve index worden lage affiniteiten verwacht tussen de replica's van een station, wanneer in beide replica's een groot aantal, doch verschillende, zeldzame soorten aanwezig zijn. Het verschil tussen de replica's van station 37 is inderdaad hieraan te wijten : 70 % van de zeldzame soorten (relatieve abundantie < 2 %) zijn in slechts een van beide replica's aanwezig.

Habitat : Kleinschalige, locale verbetering van de levensomstandigheden met 'patchvorming' als gevolg, is ondermeer te wijten aan bezinking en afbraak van afgestorven organismen, aan faecesaccumulatie, en aan bioturbatie (Gerlach, 1977; Dayton, 1984 en Lorenzen et al., 1987).

Gerlach (1977) stelt dat het niet zozeer de accumulatie van organisch materiaal is, maar wel de aanwezigheid van bacteria en cellulose-afbrekende fungi die de nematoden aantrekken. Lorenzen et al. (1987) observeren in extreme gevallen massale aggregaties (1000 tot miljoenen) van de nematode *Pontonema vulgare*.



Over de impact van bioturbatie door macrobenthische organismen of vissen op de soortensamenstelling van nematodengemeenschappen zijn minder directe waarnemingen gedaan. Sherman et al. (1983) nemen geen significante verschillen waar in de soortensamenstelling na bioturbatie door de rog. Mesocosmosstudies over het effect van de polychaet *Streblosoma* op meiobenthische gemeenschappen hebben uitgewezen dat enerzijds predatie door deze polychaet de densiteit van de meiofauna plaatselijk reduceert; en anderzijds de soortensamenstelling veranderingen ondergaat daar waar faeces van de polychaet de natuur van het sediment en de primaire voedselbronnen wijzigen (Warwick et al., 1986a).

Het effect van 'patchvorming' in het algemeen wordt echter minder extreem waargenomen in het sublittoraal dan in de intergetijdenzone (Gerlach, 1977; Sharma en Webster, 1983), wat wordt bevestigd door onze resultaten (hoge similariteiten tussen de replica's).

#### 7.2.2.2. Temporele variabiliteit

Er wordt voor elke campagne niet steeds dezelfde affiniteit gevonden tussen de stations (zie clusteranalyse en Twinspan). De stations waarvan de staalnames zich snel opsplitsen over de verschillende twingroepen (stations 37, 45, 46 en 67), bevinden zich in de DCA-ruimte meestal tussen twee twingroepen in (Fig.7.8). Bij de DCA worden deze replica's evengoed bij de overige replica's van het betreffende station geordend.

Met andere woorden de soortensamenstelling van de meeste Voordelta-stations is relatief stabiel. De grootste temporele variabiliteit wordt waargenomen in station 67 van de Westerscheldemonding, en in station 46 van de Oosterscheldemonding. Naast de inefficiëntie van de staalnameprocedure en heterogeniteit van het habitat (zie hoger) kunnen nog andere factoren verantwoordelijk zijn voor deze variatie :

Onstabieliteit van de abiotische omgeving : In de Westerscheldegeul (station 67) zijn de veranderingen in soortensamenstelling gecorreleerd met veranderingen in de samenstelling van het sediment. Dit gebied wordt gekenmerkt door tijdelijke slibaccumulaties van 1 tot 60 %.

Station 46 van de Oosterscheldegeul is onstabiel in de tijd wat de sortering van het sediment betreft. Veranderingen in de soortensamenstelling zijn echter niet direct gecorreleerd met veranderingen in de sortering.



Seizoenale variabiliteit : Aangezien de reproductieve periode van nematoden zeer sterk varieert naargelang de soort, worden er geen seizoensgebonden fluctuaties in de gemeenschapsstructuur waargenomen (Lorenzen, 1974; Juario, 1975). Er kunnen gans het jaar door wijzigingen optreden in de dominantie van soorten.

Uit een studie van het Hunterestuarium (Australie; Hodda en Nicholas, 1986) blijkt dat er een zeer grote variatie in de relatieve abundantie van de meest algemene en opportunistische soorten kan optreden. Zo is *Dichromadora* sp. dominant in september, terwijl ze de rest van het jaar ontbreekt. Gelijkaardige waarnemingen worden gedaan voor *Daptonema tenuispiculum* in een station voor de Belgische Oostkust (Vincx, in druk).

Ook in de Voordelta worden grote variaties waargenomen in de relatieve abundantie van de dominante soorten (zie Hoofdstuk 12). Deze variatie veroorzaakt echter in de meeste gevallen geen opsplitsing van de campagnes van een station over verschillende twingroepen.

### 7.2.3. Correlaties van de soortensamenstelling met de abiotische omgeving

In grote lijnen kan er onderscheid gemaakt worden tussen drie typen mariene biotopen die belangrijk zijn voor benthische organismen :

- 1) estuaria
- 2) continentaal plat
- 3) diepzee

Zowel de estuaria als het continentaal plat worden in een getijden- en een sublittorale zone onderverdeeld.

Al deze gebieden onderscheiden zich ondermeer van elkaar op basis van specifieke saliniteits-, temperatuurs- en lichtgradiënten (en hiermee geassocieerde factoren zoals voedselaanbod, zuurstoftoevoer,...), en op basis van de stabiliteit van hun milieu, met als gevolg dat in elk gebied een zeer karakteristieke fauna aanwezig is.

De Voordelta behoort tot het continentaal plat, maar is verder een relatief uniek studiegebied door zijn ligging ter hoogte van de monding van vier zeegeten of estuaria. In deze heterogene zone zijn een groot aantal fysische en chemische gradiënten belangrijk voor de structuur van de nematodengemeenschappen. Deze zijn :

- de sedimentsamenstelling (mediane korrelgrootte, slibfractie, grintfractie, sortering van het sediment)



- saliniteit (% zoet water)
- voedselaanbod (chlorofyl a, organische koolstofgehalte)
- hydrodynamiek (diepte, maximale stroomsnelheid, orbitaalsnelheid, gehalte aan zwevende stof, deviatie van sedimentologische factoren).

Met uitzondering van de saliniteit, blijken al deze omgevingsgradiënten bij te dragen tot de aanwezigheid van verschillende 'type'-nematodengemeenschappen in de Voordelta (zie paragraaf 7.1.4.). De saliniteit wordt toch in deze discussie betrokken, aangezien het enige station dat gekenmerkt is door een lage saliniteit zich ook op basis van zijn soortensamenstelling onderscheidt (= TWIN 2).

#### 7.2.3.1. Sedimentsamenstelling

De discriminant- en de variantieanalyse (Fig.7.12) tonen aan dat in de Voordelta de mediane korrelgrootte en de slibfractie de belangrijkste omgevingsgradiënten zijn, waarlangs verschillende nematodengemeenschappen van elkaar worden onderscheiden. Het meest opvallend verschil wordt gevonden tussen de gemeenschappen van de slibarme zandstations (TWIN 1a, TWIN 1b en TWIN 2) enerzijds, en de gemeenschappen van de slibrijke zandstations (TWIN 3, TWIN 4a en TWIN 4b) anderzijds.

In de eerste groep is de aanwezigheid van *Enoplolaimus propinquus*, *Gonionchus longicaudatus*, *Bathylaimus capacosus*, *Daptonema stylosum*, *Tubolaimoides tenuicaudatus*, *Microlaimus ostracion* en *Xyala striata* karakteristiek. De tweede groep wordt gekenmerkt door een *Sabatieria* - *Daptonema* gemeenschap (met als dominante soorten *S. celtica*, *S. punctata*, en als belangrijkste subdominante soorten *D. kornoeense*, *D. tenuispiculum*, *D. xyaliforme*).

##### 7.2.3.1.1. Slib en slibrijk zand

De gemeenschappen, die algemeen zijn in slib tot zeer slibrijk zand, van zowel brakke als van mariene milieus, vormen het meest uitgesproken voorbeeld van parallellisme tussen mariene nematodengemeenschappen.

In de Buzzards bay (Massachusetts) (Wieser, 1960) wordt in slib een gemeenschap gevonden met *Terschellingia longicaudata* als dominante soort



en *Odontophora loffleri* en verschillende *Sabatieria*-soorten als belangrijkste subdominante soorten.

In de Duitse Bocht is in een gelijkaardig sedimentstype nagenoeg dezelfde gemeenschap aanwezig (Lorenzen, 1974) als in de slibrijke sedimenten van de Buzzards bay : *Terschellingia longicaudata*, *Sabatieria pulchra* en *Desmolaimus aff. bulbulus* zijn de dominante soorten.

In slibrijk zand (25 %) van de New York bight apex (Tietjen, 1980a) wordt dezelfde gemeenschap aangetroffen (zij het meestal bestaande uit aanverwante soorten, namelijk *Terschellingia longicaudata* of *Sabatieria pulchra*, *S. celtica*, *S. ancudiana*, *Odontophora armata*, en *Tripyloides gracilis*).

Op een slibplaat in het Exe-estuarium is tegen de laagwaterlijn een *Terschellingia communis* - *Sabatieria vulgaris* gemeenschap aanwezig (Warwick, 1971).

Tietjen (1977) vindt soortgelijke gemeenschap terug, met *Sabatieria pulchra*, *Terschellingia communis* en *Tripyloides gracilis*, in slib en slibrijk zand ter hoogte van de Long Island zeeëngte.

In het slibrijk sediment van het Eems-estuarium (Nl.) zijn *Sabatieria pulchra*, *Terschellingia longicaudata*, *Odontophora setosa*, *Spirinia parasitifera* en *Desmolaimus zeelandicus* de dominante soorten (Bouwman, 1983).

Volgens Ward (1973) is de relatieve abundantie van *Sabatieria* positief gecorreleerd met de grootte van de slibfractie. Juario (1975) komt tot soortgelijke bevindingen voor *Sabatieria pulchra*, terwijl *S. celtica* subdominant is in slibrijk zand, en eerder zeldzaam in slib en zuiver zand.

In slibrijke sedimenten ter hoogte van de kust van Northumberland vormen *Dorylaimopsis punctatus*, *Leptolaimus elegans*, *Sabatieria cupida* en *S. ornata* de dominante gemeenschap (Warwick en Buchanan, 1970). Volgens deze auteurs wordt een identieke gemeenschap teruggevonden door McIntyre (1961) in de Fladen en de Loch Nevis ground, met uitzondering van *Leptolaimus elegans*, die vanwege zijn kleine lichaamsgrootte, waarschijnlijk over het hoofd werd gezien in deze studie. Deze gemeenschap zou, nog steeds volgens Warwick en Buchanan (1970) karakteristiek zijn voor het continentaal plat van Noord-Engeland.

Een parallelle gemeenschap wordt ook nog aangetroffen in de sublittorale slibrijke sedimenten ter hoogte van Banyuls (Middelandse zee). De



dominante soorten zijn : *Sabatieria probyssalis*, *Dorylaimopsis mediterraneus* en *Sabatieria granulosa* (Boucher, 1972).

Samengevat worden er over een gradiënt van zuiver slib tot slibrijk zand verschillende types 'slib'-gemeenschappen teruggevonden, waarvoor de dominantie van het genus *Sabatieria* de meest opvallende eigenschap is.

In de Voordelta worden er drie types *Sabatieria* gemeenschappen onderscheiden :

(1) Naast de dominantie van verschillende *Sabatieria*- en *Daptonema*-soorten, zijn *Odontophora rectangula*, *Prochromadorella longicaudata* en *P. attenuata* de meest algemene subdominante soorten (TWIN 4a)

De stations van TWIN 4a onderscheiden zich door hun relatief grote, en vooral stabiele slibfractie (5 - 15 %), en door hun fijnzandige sedimenten (0.140 - 0.160 mm).

(2) *Sabatieria punctata*, *Metoncholaimus scanicus*, *Spirinia parasitifera* en *Microilaimus conothelis* zijn de belangrijkste dominante soorten (TWIN 4b)

De stations van TWIN 4b zijn, in vergelijking tot die van TWIN 4a, grintrijker (1.36 - 1.7 %), mediumzandig (0.220 - 0.320 mm) en gekenmerkt door een minder grote slibfractie (4 %).

(3) *Daptonema tenuispiculum* is dominant, terwijl *Sabatieria punctata*, *Ascolaimus elongatus* en *Sigmaphoranema rufum* subdominant zijn (TWIN 3).

De stations van TWIN 3 worden gekenmerkt door een relatief onstabiel substraat, vooral wat de slibfractie betreft (respectievelijk 1 to 9 %, en 1 tot 60 %). Het zijn twee Westerschelde stations.

De gemeenschappen van TWIN 4a zijn dus gekenmerkt door de dominantie van soorten met een affiniteit voor slib en slibrijk zand (*Sabatieria* spp.). De subdominante Xyalidae (*Daptonema* sp.) daarentegen zijn eerder karakteristiek voor fijn zand (Tietjen, 1977; 1980a). In overeenstemming met de sedimentsamenstelling van zijn substraat, vertegenwoordigt deze gemeenschap een 'overgangsvorm' tussen slib- en zandgemeenschappen. Een soortgelijke gemeenschap (met naast *Dorylaimopsis metatypicus*, als belangrijkste subdominante soorten *Sabatieria pulchra*, *Odontophora setosa*, *Theristus problematicus*, *Theristus normandicus*, en *Theristus*



rusticus) wordt nog teruggevonden in fijn zand ter hoogte van de Long Island zeeëngte (Tietjen, 1977).

Wat TWIN 4b betreft worden elders min of meer parallelle gemeenschappen teruggevonden, zij het in slibrijker sediment dan in de Voordelta. Andere factoren dan sediment kunnen daarbij belangrijk zijn (zie verder).

Slibrijk zand ter hoogte van de Duitse Bocht wordt gekenmerkt door een *Microloaimus* - *Sabatieria* gemeenschap (Lorenzen, 1974; Juario, 1975).

In slibrijk zand ter hoogte van de getijdenzone in Strangford Lough (N-Ierland) is *Spirinia parasitifera* dominant en *Microloaimus zosterae* subdominant (Platt, 1977).

In de slibrijke oppervlaktensedimenten van een subtropische zeegrassgemeenschap is *Daptonema fistulatum* dominant, en *Metoncholaimus scissus* en *Spirinia parasitifera* subdominant (Hopper en Meyers, 1967). Wieser en Kanwisher (1961) tenslotte vinden in Penzance Marsh (Woods Hole) een vergelijkbare gemeenschap, gekarakteriseerd door *Spirinia parasitifera* en *Metoncholaimus pristicus*.

Voor TWIN 3 is een gelijkaardige gemeenschap aanwezig meer stroomafwaarts van de Westerschelde (Heip et al., 1984). Ook in deze studie is deze gemeenschap, zoals in de Voordelta, geassocieerd met een onstabiele (of flocculente) oppervlakkige sliblaag. Enerzijds kunnen goed zwemmende soorten, zoals *Daptonema tenuispiculum* overleven in deze onstabiele sedimenten; anderzijds zijn vooral niet-selectieve detrituseters resistent voor de vervuiling in dit gebied (Heip et al., 1984). De huidige resultaten tonen aan dat de dominantie van deze gemeenschap recht evenredig is met de grootte van de slibfractie, die sterk fluctueert in de tijd.

#### 7.2.3.1.2. Zand

Volgens verscheidene auteurs (Wieser, 1960; Warwick en Buchanan, 1971 en Ward, 1973) is de nematodenfauna meer heterogeen bij een kleine slib/klei fractie, aangezien in dergelijk habitat meer niches aanwezig zijn.

Medium zand en/of minder goed gesorteerde, grintrijke sedimenten zijn dikwijls gekenmerkt door de dominantie van Chromadoridae zoals *Neochromadora*, *Chromadorita*, *Prochromadorella* en *Euchromadora* en de subdominantie van Desmodoridae (Wieser, 1960; Tietjen, 1969; Ward, 1975; Tietjen 1977; 1980a). In goed gesorteerde fijnzandige sedimenten zijn naast de Desmodoridae zoals *Desmodora*, *Monoposthia* en *Leptonemella*, ook



nog Linhomoeidae, Comesomatidae, Xyalidae en Tripyloidae dominant (Wieser, 1960; Tietjen, 1969 en Ward, 1975).

In de Voordelta worden drie soorten zandgemeenschappen onderscheiden, waarvoor dezelfde trend wordt vastgesteld :

(1) TWIN 1a : naargelang het station is één van de volgende soorten relatief abundant : *Daptonema stylosum* (Xyalidae), *Bathylaimus capacosus* (Tripyloididae), *Metadesmolaimus aduncus* (Xyalidae), *Microlaimus ostracion* (Microlaimidae) en *Onyx perfectus* (Desmodoridae). Deze stations worden gekenmerkt door een slibarm ( $< 2.5 \%$ ), goed gesorteerd (sort.  $\phi < 0.40$ ), fijnzandig substraat (0.170 - 0.270 mm).

(2) TWIN 1b : *Dichromadora hyalocheile* (Chromadoridae) is dominant, terwijl *Siphonolaimus ewensis* (Siphonolaimidae), *Sigmaphoranema rufum* (Desmodoridae) en *Prochromadorella attenuata* (Chromadoridae) de belangrijkste subdominante soorten zijn (TWIN 1b). Deze stations (43, 37, 45) zijn meestal gekenmerkt door een minder goede sortering (0.28 - 0.49), en een relatief grintrijk (0.11 - 3.8 %) mediumzandig (0.250 - 0.320 mm) sediment, of door een grote maximale stroomsnelheid (station 43 :  $V_{max.} = 91 \text{ cm/s}$ ).

(3) De gemeenschap van TWIN 2 wordt gekenmerkt door de dominantie van *Hypodontolaimus setosus* (Chromadoridae), *Metadesmolaimus pandus* (Xyalidae), *Theristus pertenuis* (Xyalidae) als dominante soorten, terwijl *Eleutherolaimus stenosoma* (Linhomoeidae) en *Leptolaimus elegans* (Leptolaimidae) subdominant zijn. Dit station onderscheidt zich door zijn fijnzandig (0.150 mm) sediment.

Wieser (1960) suggereerde dat het verschil tussen een slib- en een zandgemeenschap niet alleen op basis van de soortensamenstelling kan aangetoond worden. Beide type-gemeenschappen zouden zich ook nog als volgt karakteriseren :

ZAND -----	SLIB
- kleine, interstitiële soorten	- grote gravende soorten
- meer endemische of stenotopie soorten	- meer eurytopie soorten
- meer aan elkaar verwante soorten	- minder aan elkaar verwante soorten



De verschuiving van de fauna die recht evenredig is met veranderingen in de slibfractie, is niet beperkt tot soorten zoals *Sabatieria* sp.. In afwezigheid van slib, en bij een mediane korrel die groter is dan 125 tot 200  $\mu\text{m}$ , worden vooral kleine nematodesoorten gevonden, met een interstitiële levenswijze (Wieser, 1959). Vijf tot 20 % slib is volgens Wieser (1960) reeds voldoende om de aanwezigheid van gravende soorten toe te laten (eurytope soorten), terwijl bij toenemende slibfractie de interstitiële fauna (stenotope soorten), die niet kan overleven bij minder dan 20 % zand, volledig wordt vervangen door gravende soorten. Crisp en Williams (1971) vinden dat in goed gesorteerde sedimenten de gemiddelde diameter van de interstitiën 30 tot 40 % van de mediane korrelgrootte bedraagt. Een slibfractie van meer dan 7 % zou voldoende zijn om de interstitiële ruimte min of meer op te vullen.

In de Voordelta zijn er ongeveer evenveel preferentiële soorten voor slibarm zand (22) als voor slibrijk zand (19) voor dubbel zoveel slibarme zandstations (67 in vergelijking tot 32). In de slibrijke zandstations zijn vijf dominante soorten karakteristiek voor dit sedimentstype (*Sabatieria celtica*, *Daptonema kornoeense*, *Daptonema tenuispiculum*, *Daptonema xyaliforme*, *Microlaimus conothelis*), in tegenstelling tot één dominante soort die karakteristiek is voor de zandstations (*Onyx perfectus*). Een mogelijke verklaring hiervoor is de gezamenlijke aanwezigheid van interstitiële en gravende soorten in slibrijk zand, terwijl deze laatste ontbreken in de zandstations.

Naast de slibfractie heeft ook de sortering van het sediment een belangrijk effect op de verspreiding van de soorten (Wieser, 1960). Volgens McIntyre en Murison (1973) zijn de optimale condities voor de ontwikkeling van een interstitiële fauna een goed gesorteerd sediment, naast een mediane korrel van ongeveer 230  $\mu\text{m}$ . Bij een slecht gesorteerd sediment zijn de interstitiën tussen de grotere sedimentkorrels opgevuld door de fijnere partikels. De meeste nematodensoorten zijn, in vergelijking tot de macrofauna, zeer gevoelig voor kleine verschillen in de sedimentsamenstelling (Warwick en Buchanan, 1971; Herman et al., 1985). In de Voordelta wordt er geen uitgesproken correlatie gevonden tussen de twingroepen en de sortering van het sediment, wel met de grintfractie. Dit aspect van de sedimentsamenstelling wordt verder behandeld in paragraaf 7.2.3.4. (in relatie tot de hydrodynamische verstoring).



#### 7.2.3.2. Saliniteit

Saliniteit is een zeer belangrijke factor voor de zonatie van nematodengemeenschappen. Voor een overzicht van de belangrijkste ecologische studies van estuaria en mariene stranden wordt verwezen naar Heip et al. (1985). In dit overzichtsartikel is tevens een lijst gegeven van de dominante brakke en euryhaliene mariene nematodensoorten.

Uit saliniteitsmetingen in de Voordelta van het najaar '84 blijkt dat vooral station 3 en in mindere mate station 11, beide gelegen ter hoogte van de Haringvlietsluizen, gekenmerkt zijn door een relatief grote zoetwatertoevoer. In deze stations wordt respectievelijk 33.2 en 26 % zoet water gevonden in vergelijking tot een percentage van 13 tot 16 in de Westerscheldemonding en aan de Nieuwe Waterweg, en een percentage van 8 tot 12 in de overige stations. Deze saliniteitsreductie ter hoogte van de Haringvliet is dan ook de meest waarschijnlijke verklaring voor de relatief unieke soortensamenstelling van station 3 (= TWIN 2). Ongeveer de helft van de indicatorsoorten van TWIN 2 worden gerefereerd als euryhalien met een verspreiding tot 11 pro mille en zelfs 0.5 pro mille (Heip et al., 1985), terwijl slechts drie indicatorsoorten van TWIN 1 (waartoe ook station 11 behoort) euryhalien zijn met een verspreiding die niet voorbij de isohaliene van 12 pro mille gaat. De meest abundante euryhaliene soorten in station 3 zijn *Eleutherolaimus stenosoma*, *Hypodontolaimus setosus* en *Theristus pertenuis*.

#### 7.2.3.3. Voedselaanbod

Volgens verscheidene auteurs (Warwick, 1971; Brenning, 1973; Elmgren, 1976; Platt, 1977; Willems et al., 1982b; Bouwman, 1983; Jensen, 1984) zijn meiobenthische gemeenschappen zowel structureel, numeriek als functioneel georganiseerd in relatie tot de voedselrijkdom van hun milieu, meer bepaald de hoeveelheid beschikbaar organisch materiaal en microphytobenthos. Bovendien wordt de correlatie van de soortensamenstelling met andere abiotische factoren zoals de grootte van de interstitiën en de slibfractie grotendeels verklaard aan de hand van de relatie tussen sedimentologische eigenschappen en het voedselaanbod. Zo worden slibrijke sedimenten voorzien van energie door bezinking van de primaire producenten afkomstig uit de open watermassa en door de aanvoer van potentiële voedselbronnen vanuit nabij gelegen zand-



substraten waar waterturbulentie de bezinking van detritus verhindert (Gerlach, 1978). Daartegenover staat dat in grof zand minder organisch materiaal voorhanden is met als direct gevolg de reductie van het nutriëntenaanbod (Fleeger en Decho, 1987). Verder is het potentieel oppervlak voor bacteriële activiteit kleiner naarmate de zandpartikels groter zijn (Dale, 1974) en wordt de groei van bacteriën beïnvloed door hydrodynamische condities (Ravenel en Thistle, 1981). Zelfs de vorm en de structuur van het zandkorreloppervlak oefent een selectieve druk uit op de ontwikkeling van bacteriënpopulaties (Nichols, 1980).

De relatie tussen de sedimentsamenstelling en het voedselaanbod reflecteert zich dan ook in de distributie van de vier voedingstypes. Voor een meer gedetailleerde benadering van de verspreiding van de morfologisch gedefinieerde voedingstypes wordt verwezen naar Hoofdstuk 8.

Daarnaast is er echter nood aan een grondiger kennis over de fundamentele ecofysiologie (zoals voedingsstrategie, reproductie, levenscyclus, tolerantie) van de soorten en genera in relatie tot de levensomstandigheden in specifieke biotopen. De habitatspreferentie van elke soort wordt immers in de eerste plaats bepaald door specifieke bioenergetische eigenschappen (Wieser, 1975; Schiemer, 1987). Een algemene hypothese over de structurering van bentische gemeenschappen wordt gegeven door Pearson en Rosenberg (1978). Wanneer voldoende voedsel aanwezig is, worden gemeenschappen gedomineerd door soorten met een maximale 'turn over' of r-strategisten met een snelle groei en een grote reproductieactiviteit. Bij een continu of voorspelbaar voedseltekort overleven vooral soorten met een kleine groeiratio en een minimale 'turn-over'. Volgens Schiemer (1983, 1985) prefereren r-strategisten een voedselrijk milieu omdat hun hoge groeiratio en assimilatiecoëfficiënt hoge onderhoudskosten met zich meebrengen, terwijl soorten met een laag metabolisme competitief ondergeschikt zijn in geval van een groot voedselaanbod. Deze soorten kunnen gemakkelijker lange hongerperiodes overbruggen.

De oppervlakkige sedimentlagen van de intergetijdenplaten in het Eems-estuarium (Nl.) worden gekenmerkt door snelgroeiende nematoden-soorten, wat volgens Bouwman (1983) zou wijzen op de overvloedige, zij het seizoensgebonden aanwezigheid van microphytobenthos. Aan de randen van deze platen worden vooral traag-groeiende nematoden gevonden, geassocieerd met de grote interstitiële ruimten en een reductie van het beschikbare voedsel. Experimenteel en veldonderzoek heeft aangetoond dat de Enoplidae, de Thoracostomopsidae en de Oncholaimidae (Wieser en



Kanwisher, 1960; Hopper en Meyers, 1966a en b; Von Thun, 1968 : in Bouwman, 1983, en Smol et al., 1980) conservatieve soorten zijn met een levenscyclus die van enkele maanden tot een jaar kan duren, en met een productie van slechts 25 eieren per wijfje. Door deze lage groei-ratio en kleine reproductiepotentiaal kan de abundantie en de biomassa van deze soorten relatief groot worden (Bouwman, 1983). De levenscycli van de Chromadoridae, Cyatholaimidae en Xyalidae zijn in vergelijking tot voorgaande families veel korter (1 tot 2 maanden) terwijl hun reproductiepotentiaal groter is (Vranken et al., 1981; Romeyn et al., 1983). Algemeen zouden grotere nematoden een kleinere reproductiepotentiaal hebben dan kleine soorten (Heip et al., 1985).

De hypothese van Pearson en Rosenberg (1987) wordt bevestigd door onze resultaten, zij het in relatie tot het chlorofyl a-gehalte. In de Voordelta zijn immers vooral de stations van TWIN 4b (station 55 en station 46), waar het chlorofyl a-gehalte lager is (51.2 tot 64.6 µg/l, gemeten tijdens het voorjaar '84) dan in alle overige Voordeltastations, gekenmerkt door de dominantie (zowel kwalitatief als kwantitatief) van Thoracostomopsidae sp. en Oncholaimidae sp. (*Metoncholaimus scanicus*, *Enoploides spiculohamatus*, *Enoplolaimus propinquus*, *E. denticulatus*, *Oncholaimellus calvadosicus*, *Oxyonchus dentatus*), van grote predatorische soorten (*Onyx perfectus*, *Sigmaphoranema rufum*) of van andere conservatieve soorten zoals *Sabatieria punctata* (zie Tabel 7.1.)

In de stations van TWIN 1a behoren 50 % van de differentiële soorten (meestal kleine soorten; zie Hoofdstuk 9, Biomassa) tot de Xyalidae of de Cyatholaimidae, terwijl slechts drie grote predatorische soorten aanwezig zijn. Op de najaarscampagnes van de stations 25, 28 en 39 na zijn de Xyalidae en/of de Cyatholaimidae steeds dominant. In de stations van TWIN 1a worden tevens, wat de Voordelta betreft, de hoogste chlorofyl a-waarden gevonden (72 tot 134 µg/l).

In de overige stations is de kwalitatieve en kwantitatieve verhouding van beide type soorten relatief in evenwicht. Ook in de stations van TWIN 4a, die meestal gekenmerkt zijn door een hoog organisch koolstofgehalte, zijn zowel conservatieve soorten (Comesomatidae) als opportunistische soorten (Xyalidae en Chromadoridae) zeer abundant. De stations van TWIN 4a zijn verder echter nog gekenmerkt door een uitgesproken dominantie van detritusetende soorten (zie Hoofdstuk 8, Trofische structuur), welke meestal abundant zijn bij een hoge organische aanrijking; dit in tegenstelling tot de stations van TWIN 1a en TWIN 4b,



waar respectievelijk de epistratumeters (waarvoor primaire producenten de voedselbron bij uitstek zijn) en de predatoren/omnivoren meer abundant zijn. Organische aanrijking wijst immers niet alleen op een toename van het voedselaanbod, maar daarnaast moet er nog rekening worden gehouden met supplementaire habitatswijzigingen (o.a. van de sedimentsamenstelling en de toxiciteit). Dit is zeker het geval in een gebied zoals de Voordelta waar grote hoeveelheden vervuild Rijn-, Maas- en Scheldewater worden aangevoerd, zodat de negatieve en positieve effecten van organische aanrijking op de structuur van de nematodengemeenschappen niet meer van elkaar te scheiden zijn. Detrituseters kunnen uitgesproken dominant worden in sterk gepollueerd slib (Heip et al., 1984).

#### 7.2.3.4. Fysische verstoring en stabiliteit van het milieu

Soorten zijn niet alleen gebonden aan een bepaalde range van omgevingsfactoren; hun distributie wordt ook beïnvloed door de amplitude en de onvoorspelbaarheid van fluctuaties van de omgevingsfactoren.

In de intergetijdenzone, die in min of meerdere mate (afhankelijk van de expositie) onder invloed staat van een regelmatige en dus voorspelbare verstoring als gevolg van de golfwerking, is de soortensamenstelling gecorreleerd met de variatie in saliniteit, hoeveelheid interstitieel water, zuurstoftoevoer en redoxpotentiaal (Ott, 1972). In sublittorale, bodemmorfologisch heterogene gebieden, zoals de Voordelta, moet onderscheid gemaakt worden tussen de ondiepe platen, waar vooral de golfslag actief is, en de diepere geulen, gekenmerkt door meestal onvoorspelbare minimale en maximale stroomsnelheden.

De twee eerste twingroepen, die reeds op basis van de slibfractie werden onderscheiden (zie paragraaf 7.2.3.1.), zijn verder nog hoog significant verschillend voor de diepte, en laag significant verschillend voor de orbitaalsnelheid. Grotere slibfracties (> 3%) worden bijna nooit aangetroffen op de platen (zie Hoofdstuk 3). De bezinking van fijne slibdeeltjes wordt grotendeels verhinderd door de golfwerking. Bovendien treedt er in de Voordelta geen erosie op onder invloed van de golfwerking (Intern verslag Rijkswaterstaat DGW Middelburg, van Dijke en Buys, 1987) zodat de sedimentsamenstelling van de ondiepe stations meestal relatief stabiel is.

De maximale stroomsnelheid is in de Voordelta hoog significant gecorreleerd met de diepte (zie Hoofdstuk 3). Maximale (>100 cm/s) en



minimale (< 5 cm/s) stroomsnelheden worden gevonden in de Westerscheldegeul. Ook in de monding van de Oosterscheldegeul (station 43) is de maximale (91 cm/s) stroomsnelheid relatief groot in verhouding tot alle overige Voordeltastations (42 - 67 cm/s). In de Westerscheldegeul zijn deze fluctuerende stromingssnelheden geassocieerd met slibaccumulaties. Door de sterkere stromingen kunnen groter hoeveelheden slib worden getransporteerd. Op het moment dat de stroomsnelheid afneemt tot beneden een bepaalde kritische waarde, wordt het slib op de bodem afgezet (Creutzberg, 1984). Daardoor kunnen vooral in de monding slib en detritus tijdelijk bezinken (Wollast, 1976). In de Voordelta zijn deze onstabiele sliblagen gekenmerkt door een zeer karakteristieke fauna met *Daptonema tenuispiculum*, *Ascolaimus elongatus* en *Sabatieria punctata* (TWIN 3) als dominante soorten. Dit zijn zeer tolerante, mobiele en dus eurytope soorten en vandaar ook aangepast aan dergelijke onstabiele milieus (zie ook hoger).

Ook Wieser (1959) stelde reeds vast dat de nematodenfauna van onstabiele biotopen deels bestaat uit dwaalsoorten, aangevoerd door waterstromingen, en deels uit eurytope en tolerante soorten.

Station 43 wordt niet gekenmerkt door soortgelijke slibaccumulaties. De slibfractie is meestal relatief klein. Opmerkelijk is dat dit station de grootste affiniteit vertoont voor twee naburige, zij het ondiepe en dus ook slibarme stations (de stations 37 en 45), die in tegenstelling tot de overige ondiepe stations relatief onstabiel zijn wat de sortering van hun sediment betreft. Verder onderscheiden beide stations zich van de stations van TWIN 1a en TWIN 2 door hun mediumzandig substraat. De meest opvallende gemeenschappelijke eigenschap voor de stations 43, 37 en 45 is de heersende hydrodynamische stress : in station 43, als gevolg van de grote stroomsnelheid, en in station 45 en station 37, eigen aan een slibarm en mediumzandig sediment, gekenmerkt door grote interstitiële ruimten, waardoor de kans op uitspoeling groter is. De onstabiele sortering van het sediment in beide stations ondersteunt deze hypothese.

Mechanische verstoring, gepaard gaande met al of niet voorspelbare omgevingsfluctuaties, wordt door verscheidene auteurs beschouwd als één van de belangrijkste parameters die de structuur van de nematodengemeenschap bepalen (Warwick, 1971; Brenning, 1973; Platt, 1977; Govaere et al., 1980; Bouwman et al., 1983 en Alongi, 1986).

Verder stellen Warwick en Gee (1984) dat door macrobenthos en omgevingsfluctuaties verstoorde gemeenschappen worden gedomineerd door



opportunistic soorten (met een korte generatietijd en een hoge respiratieratio), terwijl bij afwezigheid van dergelijke populatiereducerende mechanismen vooral conservatieve soorten worden begunstigd (met een lage respiratieratio en een langere generatietijd : = climaxgemeenschap). Een voorbeeld van dergelijke climaxgemeenschap is volgens Warwick en Gee (1984) de *Terschellingia* spp. - *Sabatieria pulchra*-gemeenschap, die karakteristiek is voor slib (zie paragraaf 7.2.3.1.1.), en meestal gekenmerkt is door een lage soortendiversiteit. De verstoorde gemeenschap is meer divers, en wordt, bijvoorbeeld in Clifton (Warwick en Gee, 1984), gedomineerd door drie Chromadoridae soorten waaronder *Ptycholaimellus ponticus*.

Volgens Warwick en Gee (1984) ondersteunen deze resultaten de stabiliteit-diversiteitshypothese van Huston (1979) : "The apparent anomaly of higher diversity at Clifton than Neal point is consistent with Huston (1979) dynamic equilibrium hypothesis.... Under stable conditions, where population reductions are infrequent, competitive equilibrium is approached and diversity decreased." (Warwick en Gee, 1984). Volgens Platt en Lamshead (1985) die bovenstaande hypothese combineren met die van Connell (1979), moet er onderscheid gemaakt worden tussen verschillende gradaties van verstoring. De diversiteit is hoger bij verstoring, tenzij de impact van de verstoring zo catastrofaal is dat er soorten verdwijnen. Een voorbeeld van dergelijke gemeenschap is waarschijnlijk de soortenarme *Sabatieria* - *Daptonema* - *Ascolaimus*-gemeenschap, die voorkomt in de hydrodynamisch verstoorde en sterk vervuilde stations van de Westerscheldemonding. Een intermediair verstoorde gemeenschap, vergelijkbaar met de opportunistische gemeenschap van Clifton, wordt aangetroffen in de hydrodynamisch verstoorde stations ter hoogte van de Oosterscheldemonding (TWIN 1b), welke gedomineerd worden door *Dichromadora hyalocheile*. Op basis van de diversiteit komt deze gemeenschap echter niet overeen met de verwachtingen die voortvloeien uit bovenstaande hypothese van Warwick en Gee (1984) en Platt en Lamshead (1985). Meer diverse gemeenschappen zijn immers geassocieerd met minder verstoorde habitaten (TWIN 1a), zowel op hydrodynamisch als op chemisch vlak (zie Hoofdstuk 5 en 11).

Bovendien kan de aanwezigheid van de opportunistische en conservatieve soorten in de Voordeltageenschappen worden gerelateerd aan het voedselaanbod (zie vorige paragraaf). Dit heeft geleid tot het formuleren van de hypothese dat snelgroeiende nematodensoorten met een groot reproductiepotentiaal (waaronder de Chromadoridae) voorkomen in



voedselrijke gebieden, terwijl de conservatieven (zoals de Enoplidae, de Oncholaimidae en de Comesomatidae) competitief bevoordeeld zijn in voedselarme gebieden (Bouwman, 1983; Pearson en Rosenberg, 1987, en deze studie). Deze hypothese is eenvoudig in verband te brengen met die van Warwick en Gee (1984), aangezien Elmgren (1978) aantoonde dat predatie en verstoring door het macrobenthos ook op hun beurt belangrijker zijn in de voedselrijke dan in de voedselarme gebieden.

Indien de *Sabatieria* - *Terschellingia* -gemeenschap enerzijds en de Chromadoridae-gemeenschap anderzijds inderdaad specifieke voorbeelden zijn van respectievelijk een climax- en een pioniergemeenschap, dan nog is de hypothese van Warwick en Gee (1984) niet uitbreidbaar naar alle vormen van populatiereducerende mechanismen. De Chromadoride *Dichromadora hyalocheile* is inderdaad uitgesproken dominant in de hydrodynamisch verstoorde stations van TWIN 1b. Maar daarentegen is de dominante soort van de opportunistische gemeenschap in Clifton (Warwick en Gee, 1984), *Ptycholaimellus ponticus*, beperkt tot zuivere, ongepollueerde en onverstoorde zandsedimenten in het Forth estuarium (Moore, 1987). In een experimentele studie van Cantelmo en Rao (1978) over het effect van Pentachlorophenol op de structuur van mariene nematodengemeenschappen, wordt in eerste instantie de reductie van de Chromadoridae en de Desmodoridae waargenomen, zodat het onwaarschijnlijk is dat deze families domineren bij eender welke stress-situatie. Bovendien is *Sabatieria pulchra*, de dominante soort van de zogenaamde 'climaxgemeenschap', meestal zeer abundant aanwezig in gestresseerde biotopen, onafhankelijk van de sedimentsamenstelling, op basis waarvan door verscheidene auteurs wordt gesuggereerd dat deze soort uitermate fysiologisch is aangepast aan periodische omgevingsfluctuaties van korte en lange duur (Heip en Decraemer, 1974; Tietjen, 1980a en Heip et al., 1984). *Sabatieria pulchra* overleeft zelfs als facultatief anaerobe soort in zuurstofarme sedimenten (Jensen, 1981). Al deze gegevens kunnen uiteindelijk in verband gebracht worden met de hypothese dat opportunistische soorten eerder gebonden zijn aan voedselrijke dan aan verstoorde habitats, terwijl conservatieve soorten eerder geassocieerd zijn met voedselarme dan met stabiele biotopen.

Om de verspreiding van een soort in verband te brengen met voedsel-aanbod moet er echter niet alleen rekening worden gehouden met de grootte (zie vorige paragraaf), maar ook met de mogelijke fluctuaties en de voorspelbaarheid van deze fluctuaties. Volgens Pearson en Rosenberg



(1987) worden in geval van een onvoorspelbaar voedselaanbod traag groeiende soorten bevoordeeld en ook soorten waarvan de biomassa is gemaximaliseerd, met als functie de hongerperiodes te overleven. Daarnaast stelt Schiemer (1983, 1985, 1987) dat enerzijds afhankelijk van de grootte van het voedselaanbod, en anderzijds naargelang de voorspelbaarheid en de amplitude van de fluctuaties dikwijls contrasterende bioenergetische karakteristieken worden bevoordeeld, resulterend in compromissen. Als voorbeeld werd een model ontwikkeld op basis van de gegevens van twee bacteriënetende soorten, waarvan één een r-strategist en de ander een traag groeiende soort. De tot vier maal hogere productie van de r-strategist, in vergelijking tot die van de traag groeiende soort, gaat samen met een hoge respiratie. De hoge respiratieactiviteit wordt echter bevoordeeld bij een klein voedselaanbod, dit wil zeggen bij een kleine bacteriële biomassa. Op basis hiervan stelde Schiemer (1983, 1985) dat bacteriënetende r-strategisten slechts competitief superieur zouden zijn bij een onvoorspelbaar fluctuerend voedselaanbod.

Elke soort reageert telkens anders op verschillende vormen van verstoring en stress, waarbij rekening wordt gehouden met verscheidene bioenergetische functies waaronder reproductie, voedingsstrategie, respiratie. Het uiteindelijk voorkomen van een soort is het gevolg van een compromis van alle mogelijke relaties met de omgevingsfactoren, zodat bij het opstellen van modellen ook zoveel mogelijke abiotische factoren moeten betrokken worden.

### 7.3. Samenvatting

- De bestudeerde stations van de Voordelta zijn stabiel in de tijd, wat hun soortensamenstelling betreft. De voornaamste uitzonderingen zijn de stations van de Westerscheldegeul (station 65 en 67) waar veranderingen in de gemeenschappen gecorreleerd zijn met slibaccumulaties.
- In eerste instantie wordt er een duidelijk onderscheid gemaakt in de soortensamenstelling tussen slibarme en slibrijke zandstations, waarbij de laatste groep zich onderscheidt door de dominantie van *Sabatieria* sp..
- Er worden drie types slibrijke zandgemeenschappen gevonden :
  - (1) *Sabatieria* - *Daptonema*-gemeenschap. Deze gemeenschap is geassocieerd met relatief stabiel, slibrijk fijn zand, met een hoog organisch C-gehalte. Er worden zowel interstitiële soorten (*Xyalidae*,



Chromadoridae) als gravende soorten aangetroffen (Comesomatidae).

Deze gemeenschappen bevinden zich ter hoogte van de Nieuwe Waterweg (station 1), de Grevelingenmonding (station 26) en plaatselijk in de Oosterscheldegeul (station 32).

(2) Vooral conservatieve soorten met naast *Sabatieria punctata*, ook *Metoncholaimus scanicus*, andere Thoracostomopsidae, Oncholaimidae en grote predatoren. Deze gemeenschap is karakteristiek voor de chorofyl a-arme gebieden ter hoogte van de Oosterscheldegeul (station 46 en station 55), vanwege de aanwezigheid van traag groeiende soorten met een lage reproductiepotentiaal.

(3) *Daptonema tenuispiculum* - *Sabatieria punctata* - *Ascolaimus elongatus*-gemeenschap. Deze gemeenschap, bestaande uit eurytope, tolerante soorten, is typisch voor de onstabiele sliblagen van de Westerscheldemonding (station 65 en station 67).

- Ook in de slibarme zandstations worden drie type-gemeenschappen onderscheiden, waaronder twee die karakteristiek zijn voor goed gesorteerd fijn zand, waar vooral Xyalidae, Tripyloididae en Desmodoridae abundant zijn, en één die typisch is voor hydrodynamisch verstoorde habitaten, gekenmerkt door slecht gesorteerd mediumzandige sedimenten, waarbij vooral de Chromadoridae dominant en de Desmodoridae subdominant zijn.

- De twee fijnzandige stationsgroepen onderscheiden zich van elkaar door de grotere zoetwatertoevoer in station 3 waardoor hier vooral euryhaliene soorten overleven zoals *Hypodontolaimus setosus*, *Theristus pertenuis* en *Viscosia viscosa*.

- Naast sedimentsamenstelling zijn saliniteit, chlorofyl a-gehalte en hydrodynamiek, de belangrijkste factoren die de soortensamenstelling van de nematodengemeenschappen in de Voordelta bepalen.



Chondritidae) als dravende booten aangetrokken (Chondritidae).  
 Deze groepen hebben betrekking tot de laatste van de nieuwe waterweg.  
 Station 14, de Gravelmolen (station 14) en station 15 in de  
 Oosterschelde (station 15).  
 (1) Deze conservatieve soorten met naam: Chondritidae, ook  
 Meloboridae, andere Meloboridae, andere Meloboridae en  
 grote groepen. Deze groepen zijn karakteristiek voor de  
 Chondritidae, die betrekking hebben tot de Oosterschelde (station  
 15 en station 15), vanwege de aanwezigheid van kleine groene soorten  
 met een lichte roestbruine tint.  
 (2) Meloboridae, Chondritidae, Chondritidae, Chondritidae  
 en andere groepen. Deze groepen, bestaande uit een type  
 Chondritidae, zijn typisch voor de Chondritidae, die betrekking  
 hebben tot station 15 en station 15.  
 - Ook in de Chondritidae worden drie type-groepen onders-  
 cheiden, waaronder twee die karakteristiek zijn voor deze groepen.  
 In het land, waar vooral Xylidae, Trigonidae en Meloboridae  
 zijn, en die typisch is voor hydromorfe variërende habitats.  
 Daarnaast heeft deze groepen ook andere soorten, vooral  
 vooral de Chondritidae, die betrekking hebben tot station 15.  
 - De twee typische stationen worden onderscheiden zich van elkaar door  
 de grote verschillen in station 15, vooral voor Chondritidae  
 en andere soorten, zoals Meloboridae, Chondritidae en  
 Meloboridae.  
 - Het sedimentaire milieu is karakteristiek, vooral in de  
 hydromorfe, de belangrijkste factoren die de soortensamenstelling van  
 de stationen bepalen in de Chondritidae.



## 8. TROFISCHE STRUCTUUR

Bij de studie van de structuur van een gemeenschap in relatie tot het voedselaanbod zijn volgende aspecten belangrijk :

(1) Soorten met dezelfde voedselpreferentie behoren tot dezelfde functionele groep. Hierbij worden niet alleen de grootte en de stabiliteit van het voedselaanbod in beschouwing genomen (zie ook Hoofdstuk 7), maar ook de aard en de heterogeniteit van het geprefereerde voedsel.

(2) Interacties tussen soorten, behorende tot verschillende taxa, maar met een zelfde voedingsstrategie.

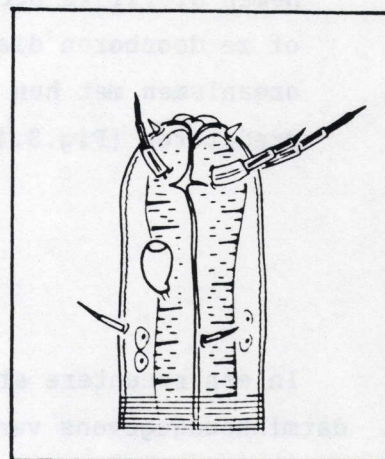
### 8.1. Voedingsstrategieën

#### 8.1.1. Inleiding

Vrijlevende mariene nematoden worden gekenmerkt door een grote variatie in de morfologie van hun mondholte. Steunend op de vorm en de grootte van het stoma, op de aan- of afwezigheid en de graad van differentiatie van de buccale armatuur, en op enkele darminhoudgegevens, onderscheidde Wieser (1953) twee groepen die op hun beurt elk in twee voedingstypes werden onderverdeeld, waarbij werd verondersteld dat deze morfotypes ook ecologisch van betekenis zouden zijn :

#### groep 1 : mondholte zonder tanden

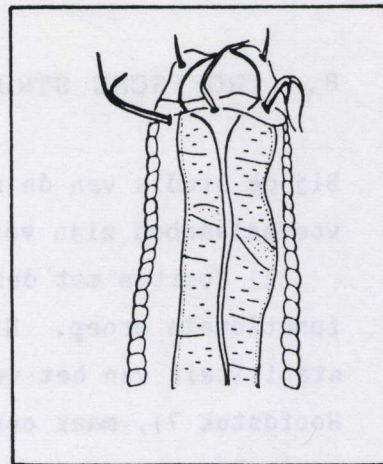
Type 1A : soorten zonder echte of met een kleine mondholte, waardoor voedselpartikels worden geselecteerd op basis van hun grootte en constitutie. Het zijn selectieve detrituseters, die uitsluitend zacht of vloeibaar voedsel opnemen door de sterke zuigkrachtwerking van de farynx (Fig.8.1.).



*Trefusia litoralis*



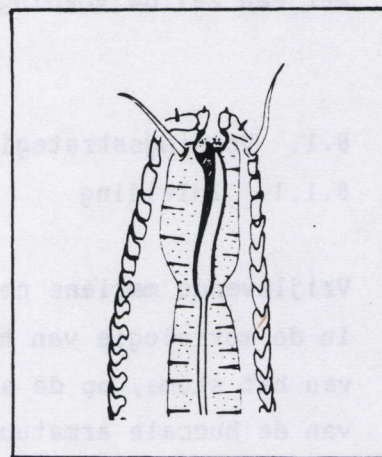
Type 1B : soorten met komvormige, konische of cilindrische mondholte. De voedselopname gebeurt enerzijds door de zuigkracht van de farynx en anderzijds door de actieve beweging van het voorste stomagedeelte en van de lippen, die dikwijls door cheilorhabdia zijn ondersteund. Grotere partikels, zoals diatomeeën, kunnen worden opgenomen. Het zijn niet-selectieve detrituseters (Fig.8.2.)



*Metadesmolaimus aff. pandus*

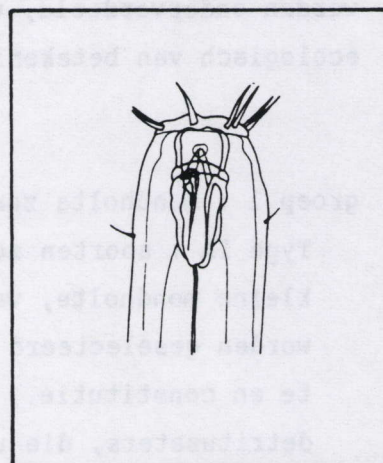
#### Groep 2 : mondholte met tanden

Type 2A : soorten met kleine tot middelgrote mondholte, die ofwel door de aanwezigheid van tanden grote oppervlakken kunnen afschrapen, of die door middel van een beweeglijke buccale stekel voedselpartikels, zoals diatomeeën doorboren en leegzuigen. Het zijn epistratumeters (Fig.8.3.).



*Monoposthia mirabilis*

Type 2B : soorten met een wijde mondholte, voorzien van grote, krachtige tanden. Ze nemen dierlijke prooien in hun geheel op, of ze doorboren dierlijke en plantaardige organismen met hun tanden. Het zijn predatoren (Fig.8.4).



*Oncholaimellus calvadosicus*

In een recentere studie concludeerde Wieser (1960) op basis van de darminhoudgegevens van 16 soorten (Perkins, 1958), dat de Oncholaimidae (type 2B) zich eerder voeden zoals de selectieve detrituseters, waardoor hij het voedingstype 2B niet langer alleen als predatoren maar ook als omnivoren gaat beschouwen.

Niettegenstaande Wieser (1953) er zelf reeds op wees dat ecologische



en functionele relaties niet uitsluitend op basis van morfologische kenmerken kunnen bestudeerd worden, is deze indeling echter nooit in zijn geheel in vraag gesteld en tot op zekere hoogte bruikbaar gebleken (zie verder). Naast Boucher (1972) die vooral de types 1B en 2B herschikt op basis van de mondholte, de aard van het voedsel en de wijze van voedselopname, en naast het werk van Levy en Coull (1977) die aan de hand van de darminhoud en de kopbreedte nog meer subtypes onderscheiden, dient vooral het werk van Romeyn en Bouwman (1983) vermeld te worden. In deze studie wordt bij het onderscheiden van verschillende voedingstypes niet alleen rekening gehouden met de aard van het opgenomen voedsel maar ook met de grootte en de heterogeniteit van het vereiste of geprefereerde voedselaanbod, waardoor de voedingstypes meer ecologische betekenis krijgen. Niet alleen morfologische kenmerken, waaronder de mondholte en de aanwezigheid en de vorm van sensorische organen, maar ook fysiologische kenmerken zoals het pompritme van de farynx worden in beschouwing genomen : soorten met gereduceerde sensorische organen, een kleine mondholte en een ononderbroken pompritme van de farynx zouden typisch zijn voor voedselrijke milieus waar voedselselectie reeds is opgetreden door de structuur van het habitat; dit in tegenstelling tot soorten, met goed ontwikkelde sensorische organen, die selectief voedselpartikels opzoeken en opnemen en waarbij de farynx uitsluitend pompt bij contact met een voedselpartikel. Niettegenstaande de ruimere opvatting van dit onderzoek (de combinatie van fysiologische en morfologische gegevens) zijn de resultaten echter relatief beperkt gebleven aangezien slechts op 12 soorten empirisch onderzoek werd gedaan.

Ondertussen is de kennis over de autoecologie en ecofysiologie van specifieke soortengroepen toegenomen, zij het op basis van een beperkt aantal experimentele studies (zie overzichtsartikels Heip et al, 1985; Jensen, 1987a). De voorgaande morfologische argumenten worden hierdoor al of niet ondersteund.

Enkele auteurs (Wieser en Kanwisher, 1961; Teal en Wieser, 1966; Warwick en Price, 1979) vinden een correlatie tussen de vorm van de mondholte en de respiratieactiviteit, wat volgens Teal en Wieser (1966) de ecologische en functionele betekenis van de vier morfologische voedingstypes benadrukt. Elk type is gekenmerkt door een bepaalde respiratieactiviteit om zijn specifieke metabolische en gedragsfuncties te onderhouden. Verschillende soorten vormen echter een uitzondering op deze correlatie.

In laboratoriumomstandigheden werd vastgesteld dat de meeste



epistratumeters zich inderdaad (cfr. Wieser, 1953) bij voorkeur voeden met diatomeeën, die na te zijn geopend met behulp van een tand, worden leeggezogen. Deze waarnemingen zijn o.a. gedaan voor *Chomadorita tenuis* (in Jensen, 1982), *Hypodontolaimus balticus* (in Von Thun, 1968), *Eudiplogaster pararmatus* (in Romeyn et al., 1983) en *Chromadorita guidoschneideri* (in Romeyn en Bouwman, 1983). *Daptonema biggi* (in Jensen, 1979) en *Linhomoeus gittingsi* (in Jensen, 1986), twee niet-selectieve detritusetters, nemen bacteriën en/of diatomeeën in hun geheel op.

Daarnaast stelden Jennings en Deutch (1975) vast dat  $\beta$ -glucosidase, een enzyme dat zowel bij de intra- als de extracellulaire vertering actief is in de darm van bacteriënetters (bv. *Monhystera denticulata*), niet aanwezig is bij algenetende nematoden (bv. *Chromadorita germanica*). Het aantal spijsverteringsklieren zou bij nematoden zeer klein zijn, terwijl deze cellen ook gebruikt worden bij absorptieprocessen, wat volgens Tietjen en Lee (1977) een aanwijzing is voor het beperkt enzymenspectrum bij nematoden. Met andere woorden de selectie van voedsel gebeurt niet uitsluitend tijdens de voedselopname (op basis van de mondholtegrootte en de voedingsstrategie) maar ook bij de vertering. Bovendien is deze selectie zeer specifiek. Tracerexperimenten met *Chromadorita macrolaimoides* hebben immers aangetoond dat van de 20 algensoorten en de 14 bacteriënsoorten, die zijn uitgetest, slechts twee diatomeeën de groei van deze nematodenpopulatie onbeperkt in stand houden (Tietjen en Lee, 1973). Dus zowel epistratumeters als detritusetters voeden zich met bacteriën, unicellulaire algen en fungi (Jensen, 1987a) waarbij sommige soorten gekenmerkt zijn door een zeer specifieke en selectieve voedselstrategie.

Verder worden enkele, meestal zeer mobiele soorten, aangetrokken door tijdelijke aggregaties van organisch materiaal, afkomstig van afgestorven planten en dieren. Dergelijk waarnemingen zijn gedaan voor detritusetters zoals *Sabatieria migrans* maar ook voor verscheidene Oncholaimidae soorten waaronder *Oncholaimus oxyuris*, *Pontonema vulgare* en *Metoncholaimus scissus* (Meyers et al., 1970; Help et al., 1985; Lorenzen et al., 1987). Volgens Gerlach (1977) zijn vooral de geassocieerde microflora en fauna de attractieve voedselbron voor deze soorten, wat in overeenstemming is met de reëvaluatie van de Oncholaimidae als detritusetters door Wieser (1960). Lopez et al. (1979) stelden echter vast dat opgelost organisch materiaal belangrijker is dan organische partikels en micro-organismen als



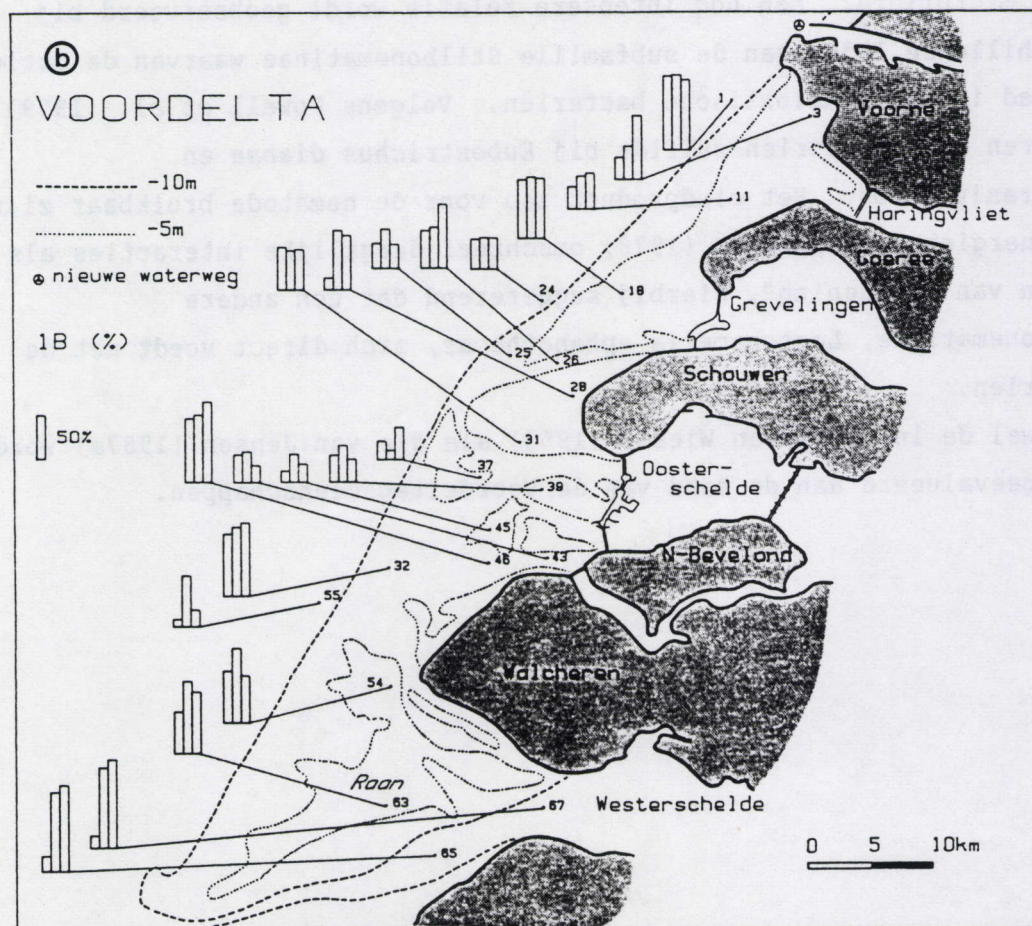
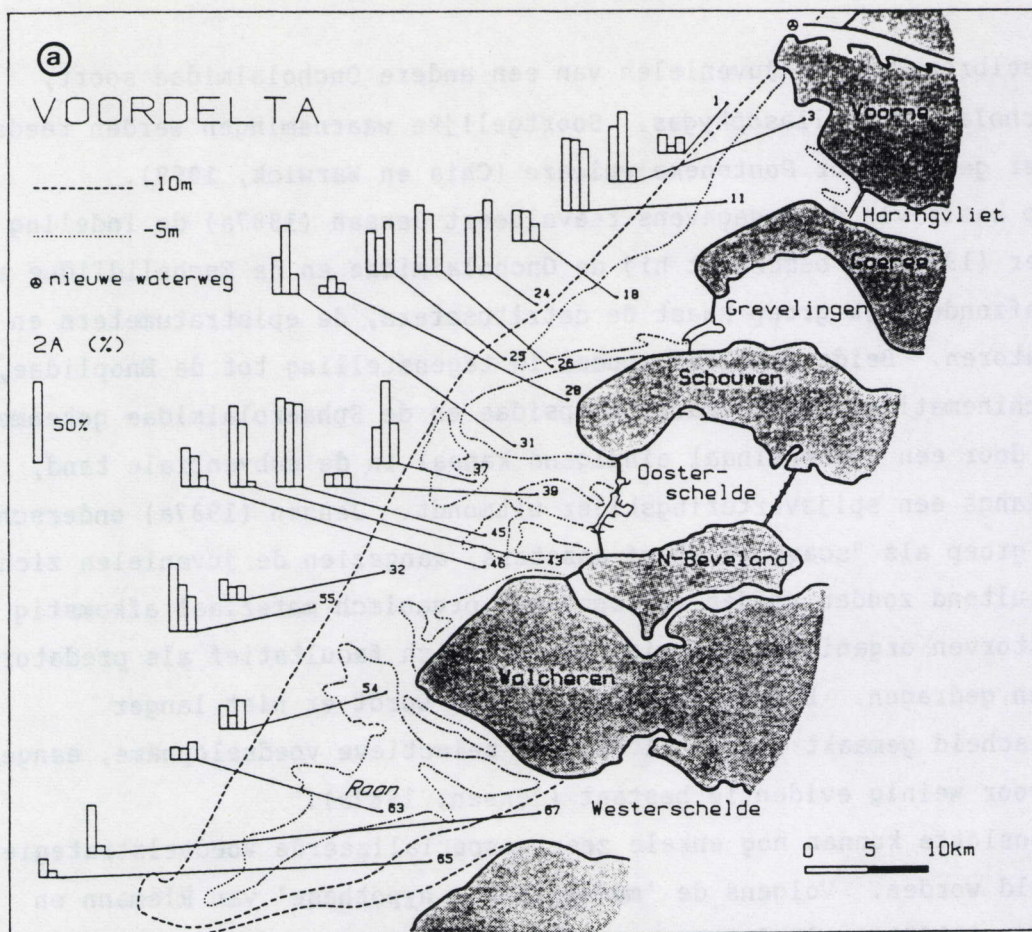
voedselbron voor de juvenielen van een andere Oncholaimidae soort, *Adoncholaimus thallasophygus*. Soortgelijke waarnemingen werden reeds eerder gedaan voor *Pontonema vulgare* (Chia en Warwick, 1969).

Op basis van deze gegevens reëvalueert Jensen (1987a) de indeling van Wieser (1953) en beschouwt hij de Oncholaimidae en de Enchelidiidae als een afzonderlijk groep naast de detrituseters, de epistratumeters en de predatoren. Beide families zouden in tegenstelling tot de Enoplidae, de Selachinematidae, de Thoracostomopsidae en de Sphaerolaimidae gekenmerkt zijn door een subterminaal eindigend kanaal in de subventrale tand, waarlangs een spijsverteringsklier uitmondt. Jensen (1987a) onderscheidt deze groep als "scavengers" of aaseters, aangezien de juvenielen zich uitsluitend zouden voeden met opgelost organisch materiaal afkomstig van afgestorven organismen, terwijl adulten zich facultatief als predatoren kunnen gedragen. Binnen de detrituseters wordt er niet langer onderscheid gemaakt tussen al of geen selectieve voedselopname, aangezien hiervoor weinig evidentie bestaat (Jensen, 1987a).

Tenslotte kunnen nog enkele zeer gespecialiseerde voedselstrategieën vermeld worden. Volgens de 'mucus-trap'-hypothese van Riemann en Schrage (1978) wordt door een zeer intensieve mucussecretie ter hoogte van de caudale en faryngeale klieren van verschillende nematodensoorten een uitermate geschikt biotoop gecreëerd voor de ontwikkeling van een rijke microflora. Een nog intensere relatie wordt geobserveerd bij verschillende leden van de subfamilie Stilbonematinae waarvan de cuticula bekleed is met symbiontische bacteriën. Volgens Powell et al. (1979) oxideren deze bacteriën sulfide bij *Eubostrichus diana* en *E. parasitiferus*. Het eindproduct zou voor de nematode bruikbaar zijn als energiebron. Gerlach (1978) omschreef dergelijke interacties als vormen van "gardening", hierbij suggererend dat een andere Stilbonematinae, *Leptonemella aphanothecae*, zich direct voedt met de bacteriën.

Zowel de indeling van Wieser (1953) als die van Jensen (1987a) worden hier geëvalueerd aan de hand van de Voordeltagemeenschappen.







## 8.1.2. Resultaten

### 8.1.2.1. Trofische structuur naar Wieser (1953)

#### 8.1.2.1.1. Relatieve abundanties en trofische diversiteit

In Tabel 8.1. zijn per staalname en per station de relatieve abundanties van de vier voedingstypes en de trofische diversiteit gegeven. Wanneer alle stations met alle andere stations worden vergeleken, zijn op basis van het voedingstype 1B, 2A en 2B respectievelijk 55, 70 en 42 stationsparen significant van elkaar verschillend (Tabel 8.3.). Voor het voedingstype 1A werden geen significante verschillen gevonden (Tabel 8.2.).

De stations met de laagste trofische diversiteit (Trofische diversiteitsindex (T.D.) gem.  $> 0.45$ ) zijn gekenmerkt door de dominantie

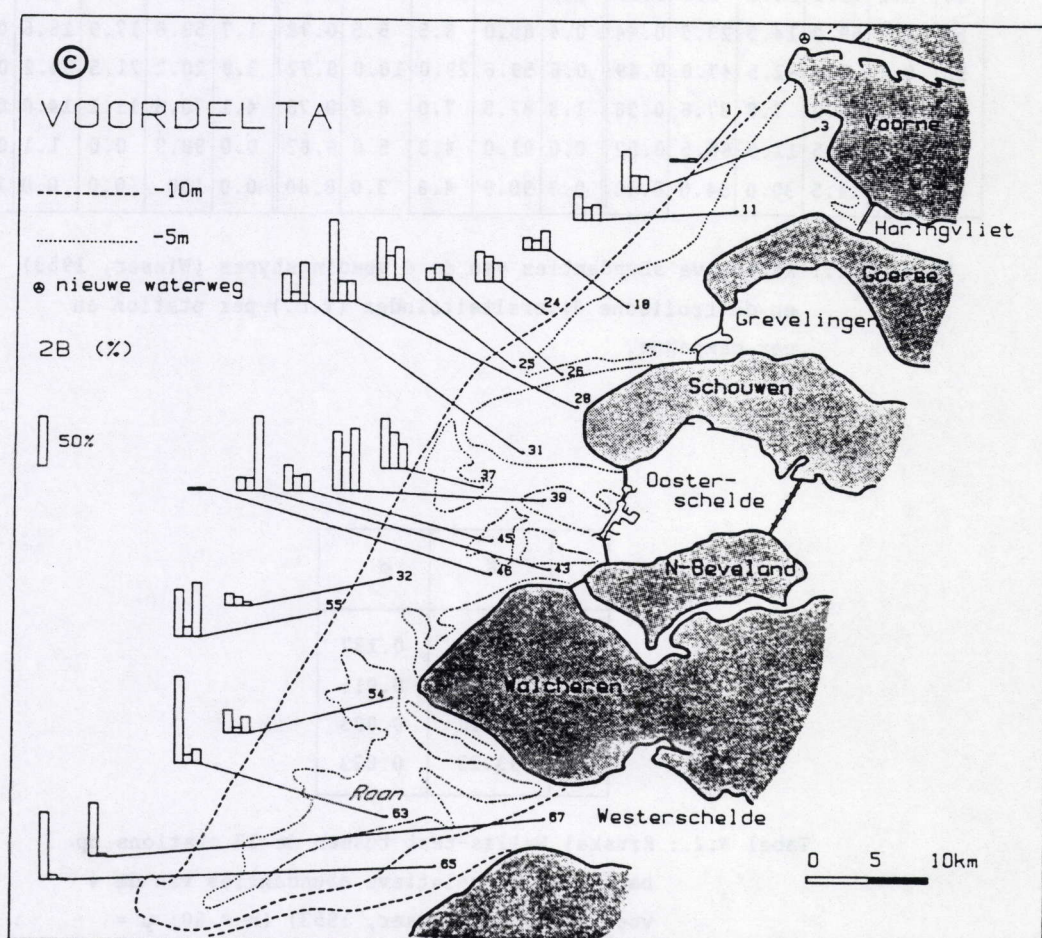


Fig.8.5.: Relatieve abundantie van (a) de niet-selectieve detritusetters, (b) de epistrateeters, (c) de predatoren/omnivoren (Wieser, 1953), per station en per campagne (in volgorde : najaar '84, voorjaar '85 en najaar '85)



najaar '84						voorjaar '85					najaar '85				
	1A	1B	2A	2B	TD	1A	1B	2A	2B	TD	1A	1B	2A	2B	TD
1	0.0	85.7	11.5	2.8	0.74	6.4	87.0	4.5	2.0	0.80	5.3	81.2	9.9	3.5	0.66
3	0.5	25.5	35.0	39.0	0.34	2.0	38.0	44.0	15.5	0.37	3.7	73.0	8.6	14.7	0.56
11	0.6	26.0	46.0	27.0	0.36	3.8	38.0	45.0	13.0	0.37	3.6	41.4	39.3	15.7	0.35
18	0.3	68.0	19.0	12.3	0.52	0.3	71.0	18.5	9.6	0.46	0.6	69.6	10.7	19.0	0.54
24	2.0	35.0	33.5	29.5	0.32	4.0	37.0	34.0	24.8	0.37	0.0	36.5	44.8	18.7	0.37
25	3.6	29.5	25.4	41.7	0.32	9.0	46.0	21.0	24.0	0.33	8.6	28.2	30.7	32.5	0.29
26	2.0	44.0	41.0	11.5	0.38	0.6	48.0	35.5	15.0	0.43	1.9	74.5	20.5	3.3	0.60
28	0.0	14.0	5.0	80.7	0.73	0.0	69.0	10.8	20.0	0.53	0.0	63.1	6.6	20.4	0.49
31	0.0	49.5	22.5	27.5	0.35	2.5	45.5	42.0	9.5	0.33	2.1	47.0	12.4	38.4	0.38
32	4.0	71.0	13.0	12.0	0.53	3.8	78.8	8.2	9.0	0.64	3.3	83.8	8.9	3.9	0.71
37	5.1	21.5	22.5	50.5	0.36	0.0	11.0	50.8	37.0	0.40	2.0	37.0	25.0	25.0	0.33
39	1.3	31.5	7.7	59.8	0.46	9.8	42.6	8.2	39.0	0.36	1.8	26.8	8.3	63.0	0.48
43	3.8	32.5	50.0	13.5	0.38	11.6	36.0	39.0	13.0	0.32	2.3	20.0	3.5	75.2	0.60
45	5.0	13.5	54.5	26.0	0.40	0.0	33.0	51.8	15.0	0.35	10.0	21.5	51.0	16.5	0.35
46	0.2	73.0	24.0	2.5	0.59	0.0	77.0	19.0	3.0	0.66	1.1	91.8	7.0	0.0	0.85
54	1.1	59.0	14.5	23.5	0.44	0.4	85.0	8.5	5.5	0.78	1.7	53.8	17.9	16.6	0.39
55	0.4	9.0	42.5	47.0	0.49	0.6	59.6	29.0	10.0	0.72	3.9	20.2	21.5	54.2	0.38
63	6.3	48.0	7.8	37.6	0.38	1.3	82.5	7.0	8.5	0.76	4.1	70.8	11.1	14.0	0.53
65	0.8	18.5	11.5	68.5	0.52	0.0	91.0	4.3	5.0	0.82	0.0	98.9	0.0	1.1	0.98
67	3.0	14.5	30.0	54.0	0.40	0.7	90.9	4.8	3.0	0.80	0.0	100	0.0	0.0	1.00

Tabel 8.1.: Relatieve abundanties van de 4 voedingstypes (Wieser, 1953) en de trofische diversiteitsindex (T.D.) per station en per campagne.

	K	p
1A	25.76	0.137
1B	34.76	0.015
2A	38.40	0.005
2B	33.23	0.023

Tabel 8.2.: Kruskal Wallis-test tussen de 20 stations op basis van de relatieve abundanties van de 4 voedingstypes (Wieser, 1953) (n = 60; p = significantie).



1B	1	3	11	18	24	25	26	28	31	32	37	39	43	45	46	54	55	63	65	67
1	//	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
24	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
25	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
32	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
37	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
39	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
43	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
45	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
46	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
54	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
55	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
63	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
65	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
67	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

2A	1	3	11	18	24	25	26	28	31	32	37	39	43	45	46	54	55	63	65	67
1	//	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
24	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
25	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
32	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
37	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
39	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
43	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
45	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
46	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
54	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
55	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
63	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
65	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
67	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

2B	1	3	11	18	24	25	26	28	31	32	37	39	43	45	46	54	55	63	65	67
1	//	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
24	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
25	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
32	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
37	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
39	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
43	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
45	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
46	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
54	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
55	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
63	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
65	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
67	//	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Tabel 8.3.: Multipele vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de relatieve abundanties van de voedingstypes 1B, 2A en 2B (\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ).

van de niet-selectieve detritusetters (gem. 48 - 84 %) (stations 1, 18, 26, 28, 32, 46, 54, 63, 65 en 67) (Fig.8.5a.). In enkele van de overige stations kunnen ook de epistratumeters (Fig.8.5b.), of de predatoren/omnivoren (Fig.8.5c.; stations 37, 39, 43, 45 en 55) dominant zijn alhoewel deze dominantie nooit zeer uitgesproken is (T.D. = 0.36 - 0.43).

De relatieve abundantie van de niet-selectieve detritusetters bedraagt nooit minder dan 22 % (gemiddeld over de 3 campagnes). De epistratumeters zijn het minst abundant (< 20 %) in de stations 1, 18, 28, 32, 39, 54, 63 en 65. De predatoren/omnivoren zijn gekenmerkt door de laagste abundanties (<20 %) in de stations 1, 18, 26, 32, 46 en 54.



	najaar '84		voorjaar '85		najaar '85		3 campagnes		gemiddeld	
	(n = 20)		(n = 20)		(n = 20)		(n = 60)		(n = 20)	
	$r_S$	sign.	$r_S$	sign.	$r_S$	sign.	$r_S$	sign.	$r_S$	sign.
1A - grint %			-0.520	0.008						
1B - Md ( $\phi$ )	0.609	0.002			0.533	0.008	0.446	0.001	0.520	0.009
sort.	-0.461	0.020			-0.444	0.025	-0.280	0.015		
slib %			0.472	0.018	0.436	0.027	0.417	0.001	0.384	0.047
diepte			0.533	0.008						
2A - Md ( $\phi$ )							-0.255	0.024	-0.406	0.038
sort.							0.277	0.016		
grint %	0.550	0.006					0.340	0.004	0.436	0.027
diepte			-0.417	0.034						
2B - Md ( $\phi$ )					-0.397	0.041	-0.353	0.003	-0.491	0.014
slib %			-0.457	0.021	-0.407	0.037	-0.469	0.001	-0.456	0.022
diepte			-0.459	0.021			-0.288	0.013		

Tabel 8.4.: Significante ( $p \leq 0.05$ ) Spearman rank correlatiecoëfficiënten ( $r_S$ ) tussen de voedingstypes (Wieser, 1953) en de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte) ( $p$  = significantie, de niet-significante correlaties zijn niet ingevuld).

	K	p
1A	0.07	0.79
1B	0.07	0.79
2A	0.46	0.49
2B	0.04	0.84

Tabel 8.5.: Kruskal Wallis-test op basis van de 4 voedingstypes tussen de 2 stationsgroepen die zich onderscheiden op basis van de stabiliteit van hun sedimentsamenstelling (zie Hoofdstuk 3 ;  $n = 20$ ;  $p$  = significantie).



#### 8.1.2.1.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

De vier voedingstypes zijn steeds significant gecorreleerd met de samenstelling van het sediment (Tabel 8.4.). Het grootste percentage niet-selectieve detrituseters is aanwezig in de fijnste, best gesorteerde en slibrijkste sedimenten. De epistratumeters geven de voorkeur aan grovere (= medium zand), grintrijkere en minder gesorteerde sedimenten. De predatoren/omnivoren zijn eveneens het meest abundant in slibarme, mediumzandige sedimenten. De selectieve detrituseters zijn slechts negatief en laag significant gecorreleerd met de grintfractie tijdens de tweede campagne.

Met uitzondering van de laag significante en positieve correlatie van de niet-selectieve detrituseters met het percentage zoet water ( $r_s = 0.4035$ ,  $n = 20$ ) wordt er verder geen enkele correlatie meer gevonden met andere factoren (chlorofyl a, zwevende stofgehalte, orbitaal- en stroomsnelheden) dan de sedimentsamenstelling en de diepte.

De relatieve abundantie van de vier voedingstypes is ook niet significant verschillend tussen de twee stationsgroepen die worden onderscheiden op basis van de stabiliteit van de sedimentsamenstelling (Tabel 8.5.).

#### 8.1.2.1.3. Similariteiten tussen stations

In Fig.8.6. zijn de stations gegroepeerd op basis van een twinspan, uitgevoerd op de relatieve abundanties van de vier voedingstypes. Als *pseudo species cut levels* is de Braun Blanquet-schaal gebruikt. De campagnes van zeven van de 20 stations (stations 3, 26, 28, 55, 63, 65 en 67) splitsen reeds op bij de eerste dichotomie. Slechts één van deze stations (67) wordt op dezelfde manier opgesplitst als op basis van zijn soortensamenstelling (zie Hoofdstuk 7). Er worden twee stationsgroepen onderscheiden : enerzijds de stations 11, 24, 25, 31, 37, 39, 43, 45 en de replica's van de eerste campagne van de stations 65 en 67; en anderzijds de stations 1, 18, 32, 46, 54 en de replica's van de twee laatste campagnes van de stations 65 en 67. De eerste groep is gekenmerkt door hoge abundanties van de epistratumeters en/of de predatoren/omnivoren, terwijl in de tweede groep de niet-selectieve detrituseters dominant zijn. Met uitzondering van station 18 en station 54 en de stations gekenmerkt door een onstabiele trofische structuur



komen deze twingroepen overeen met de twee eerste twingroepen gevormd op basis van de soortensamenstelling (zie Hoofdstuk 7). Aan de hand van verder opgesplitste twingroepen wordt geen overeenkomst meer gevonden tussen de resultaten van beide twinspan.

Wel onderscheiden de zes twingroepen, gevormd op basis van de soortensamenstelling, zich van elkaar op basis van hun trofische structuur (Tabel 8.6, 8.7 en 8.8). Fig.8.7. toont echter dat er voor de meeste twingroepen (vooral TWIN 1a, 4b en 2) stations zijn die sterk afwijken van de gemiddelde trend per twingroep.

- TWIN 3 (van Hoofdstuk 7) wordt steeds gekenmerkt door de hoogste abundanties (> 80 %) van de niet-selectieve detrituseters en de laagste abundanties van alle overige voedingstypes (< 10 %).

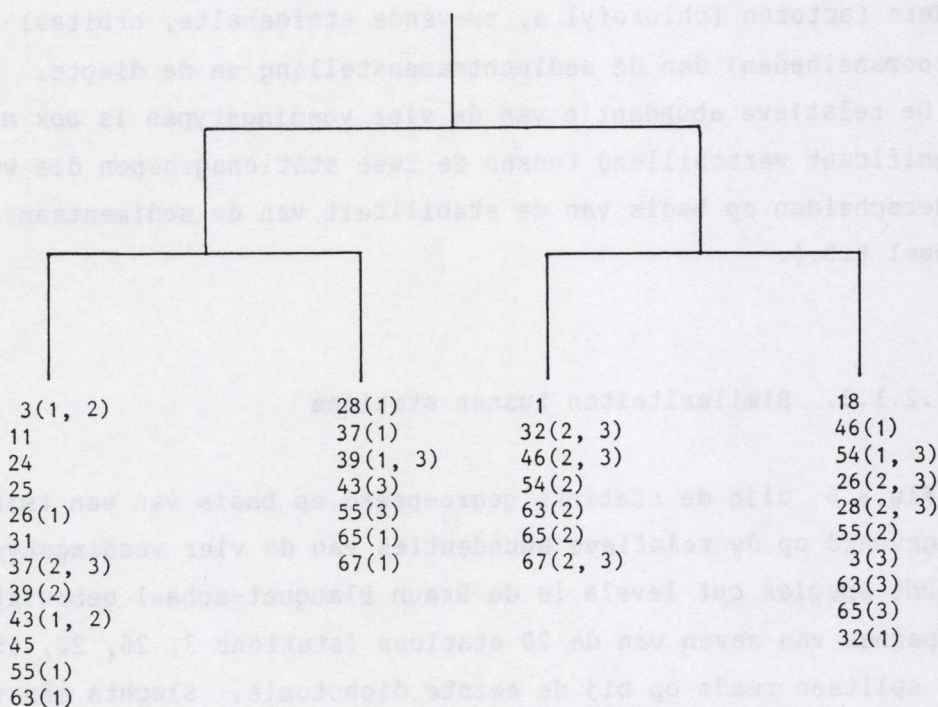


Fig.8.6.: Twinspanclassificatie van de stations op basis van de relatieve abundantie van de 4 voedingstypes (Wieser, 1953).  
(1) = replica's van het najaar '84; (2) = replica's van het voorjaar '85; (3) = replica's van het najaar '85.



	1e dichotomie		2e dichotomie		3e dichotomie	
	K	p	K	p	K	p
1A	1.49	0.22	6.15	0.100		
1B	10.90	0.001	11.98	0.007	21.83	0.001
2A	3.18	0.07	9.49	0.023	15.95	0.007
2B	17.00	0.000	17.16	0.001	20.30	0.001

Tabel 8.6.: Kruskal Wallis-test op basis van de relatieve abundanties van 4 voedingstypes tussen respectievelijk de 2, 4 en 6 twingroepen (gevormd op basis van de soortensamenstelling) (n = 60; p = significantie).

1B	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	.	*	*
TWIN 2		////	.	.
TWIN 3			////	.
TWIN 4				////

2A	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	.	*	.
TWIN 2		////	*	.
TWIN 3			////	*
TWIN 4				////

2B	TWIN 1	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4
TWIN 1	////	.	*	*
TWIN 2		////	.	.
TWIN 3			////	.
TWIN 4				////

Tabel 8.7.: Multipele vergelijking van de 4 twingroepen (na 2e dichotomie) na een Kruskal Wallis-test op basis van de relatieve abundanties van de 4 voedingstypes (n = 60 ; \* zijn significant verschillende twingroepen).



- TWIN 4a wordt ook gekenmerkt door hogere abundanties van de niet-selectieve detritusetters (gem. 73 %), en lage abundanties van de predatoren/omnivoren (gem. 6.4 %) en de selectieve detritusetters (gem. 2.6 %). Deze twingroep verschilt wel significant van TWIN 3 op basis van de hogere abundanties van de epistratumeters (gem. 17.39 %).
- In TWIN 1b vertonen de niet-selectieve detritusetters lage abundanties (gem. 24 %), en dit ten voordele van de epistratumeters (gem. 40 %) of de predatoren/omnivoren.
- TWIN 1a, 2 en 4b zijn onderling niet significant verschillend voor één van de voedingstypes. Ze worden gekenmerkt door grote standaardafwijkingen op de gemiddelde relatieve abundanties van de voedingstypes, en vertonen intermediaire gemiddelde abundantiewaarden tussen die van TWIN 1B enerzijds en die van TWIN 3 en 4a anderzijds.

1B	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	.	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	*	*	.
TWIN 2			//////	*	*	.
TWIN 3				//////	.	*
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

2A	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	*	.	*	.	.
TWIN 1b		//////	.	*	*	.
TWIN 2			//////	*	.	.
TWIN 3				//////	*	*
TWIN 4a					//////	.
TWIN 4b						//////

2B	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	.	*	*	.
TWIN 1b		//////	.	*	*	.
TWIN 2			//////	.	*	.
TWIN 3				//////	.	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

Tabel 8 .8.: Multiële vergelijking van de 6 twingroepen (3e dichotomie) na een Kruskal Wallis-test op basis van de relatieve abundanties van de 4 voedingstypes (n = 60; \* zijn significant verschillende twingroepen).



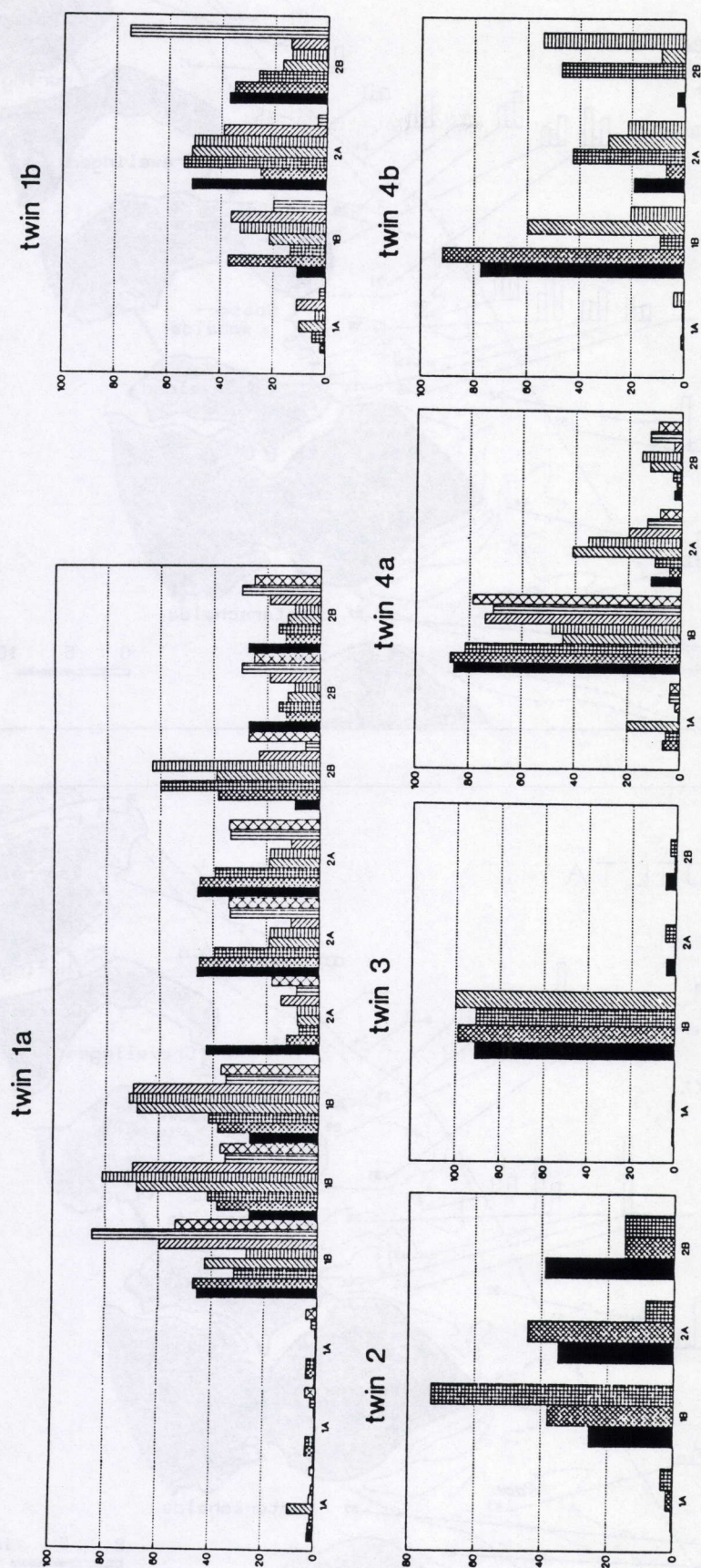


Fig. 8.7.: Relatieve abundancies van de 4 voedingstypes (Wieser, 1953) per station. De stations zijn gegroepeerd per twingroep, gevormd op basis van de soortensamenstelling.



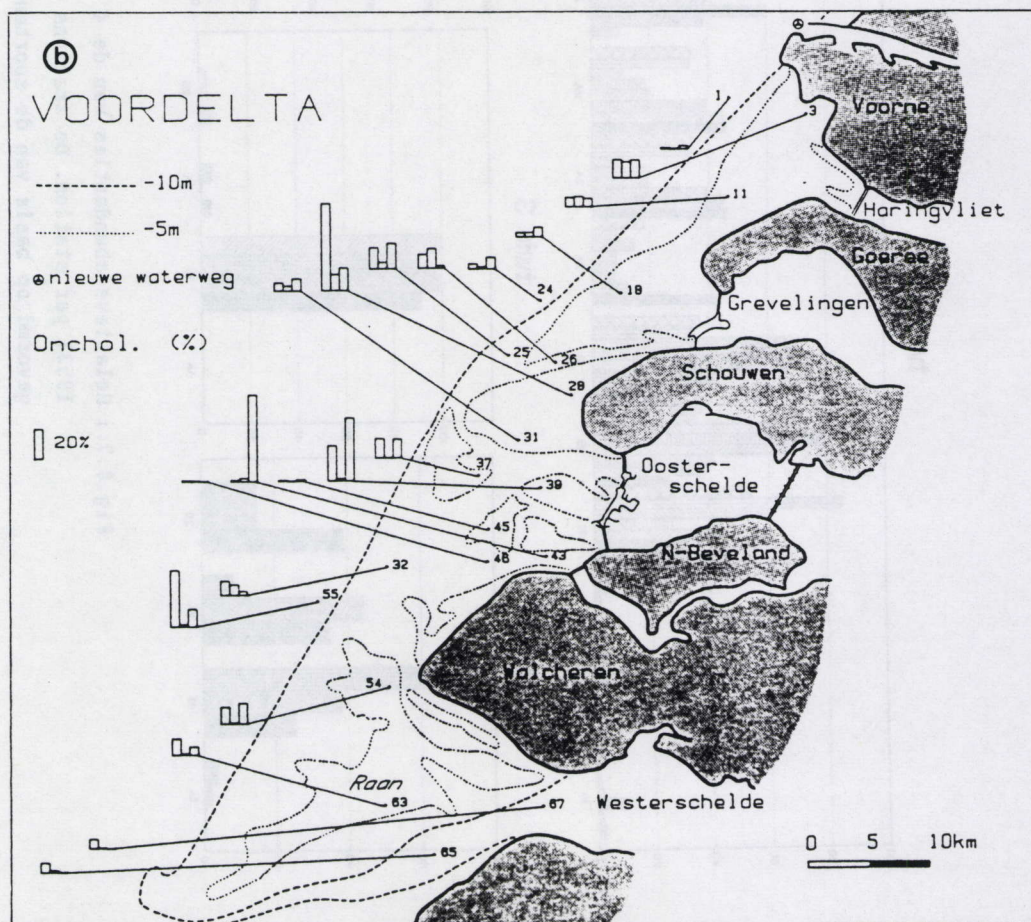
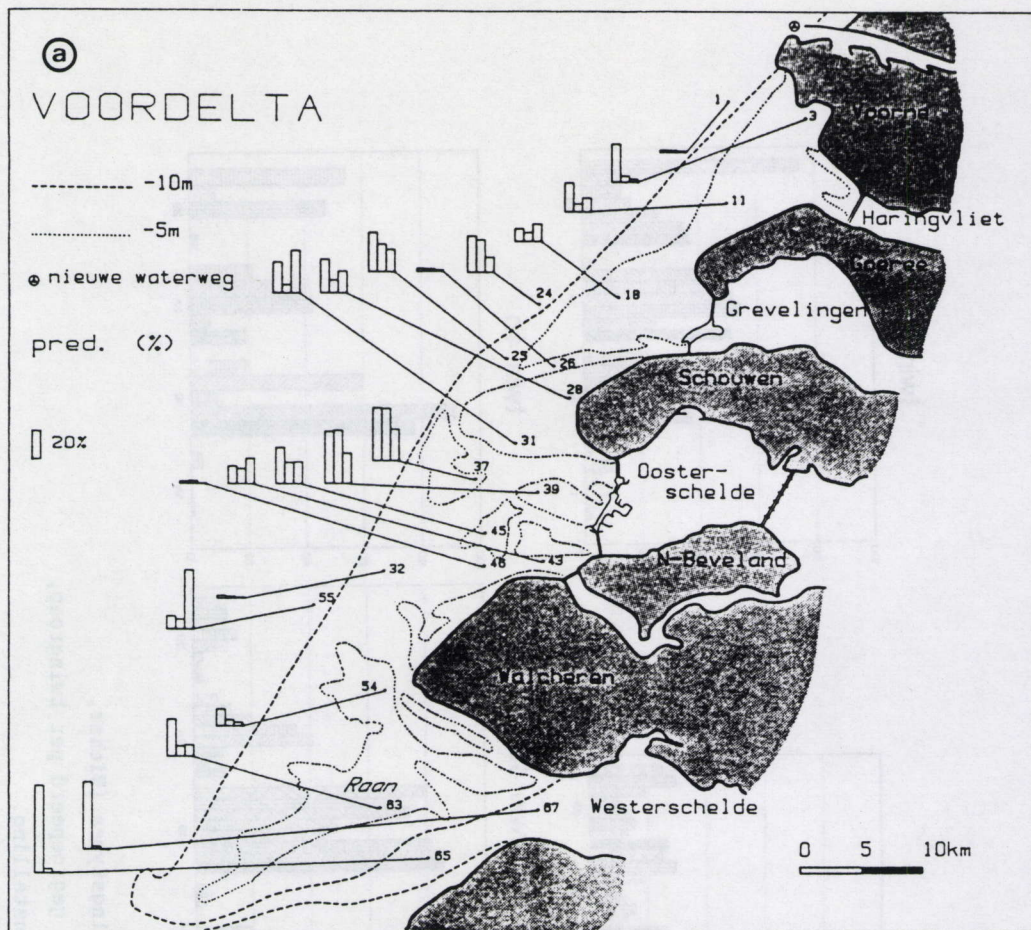


Fig.8.8.: Relatieve abundantie van (a) de predatoren en (b) de Oncholaimidae of aaseters (Jensen, 1987a) per station en per campagne (in volgorde : najaar '84, voorjaar '85 en najaar '85).



### 8.1.2.2. Trofische structuur naar Jensen (1987a)

In Tabel 8.9. en Fig.8.8. zijn de relatieve abundanties gegeven van de predatoren en de aaseters zoals ze worden gedefinieerd door Jensen (1987a). Er worden nog steeds significante verschillen gevonden tussen de twintig stations op basis van de predatoren, in tegenstelling tot de aaseters of Oncholaimidae waarvan de variatie van de relatieve abundanties binnen de stations groter is dan tussen de stations (Tabel 8.10. en 8.11.). Er bestaat uitsluitend een significante correlatie tussen de aaseters en de diepte (Tabel 8.12.). De predatoren vertonen nog steeds met dezelfde abiotische factoren (nl. de mediane korrelgrootte en de slibfractie) correlaties (zij het zelfs voor elke campagne afzonderlijk) als de 2B groep van Wieser (1953) (Tabel 8.12.). Enkel voor de predatoren worden er significante verschillen gevonden tussen de twingroepen gevormd op basis van de soortensamenstelling (Tabel 8.13.).

st	najaar '84		voorjaar '85		najaar '84	
	pred.	Onch.	pred.	Onch.	pred.	Onch.
1	1.78	1.03	1.76	0.24	1.17	2.34
3	26.53	12.48	4.50	11.00	2.43	12.27
11	20.57	6.43	5.90	7.10	10.00	5.72
18	9.24	3.01	6.53	3.05	12.68	6.32
24	26.03	3.47	23.30	1.50	10.90	7.69
25	27.97	13.76	19.70	4.27	15.94	16.56
26	2.41	9.09	2.16	12.84	1.38	1.92
28	23.98	56.72	9.27	10.73	15.51	14.89
31	22.00	5.54	6.00	3.46	30.29	8.11
32	2.29	9.71	1.74	7.26	1.10	2.80
37	37.51	12.99	37.00	0.00	22.30	12.70
39	36.61	23.17	37.36	1.64	21.33	41.67
43	12.47	1.03	10.68	2.32	17.80	57.40
45	25.33	0.67	15.00	0.00	15.32	1.17
46	1.76	0.74	2.29	0.71	0.00	0.00
54	12.36	11.14	4.67	0.83	12.90	13.67
55	9.50	37.50	7.17	1.83	42.48	11.76
63	26.70	10.87	7.48	1.02	8.34	5.56
65	61.90	6.60	3.14	1.86	0.56	0.54
67	47.61	6.39	2.31	0.69	0.00	0.00

Tabel 8.9.: Relatieve abundanties van de voedingstypes naar Jensen (1987) :  
pred. = predatoren; Onch. = Oncholaimidae.



	K	p
predatoren	34.26	0.017
Oncholaimidae	29.68	0.056

Tabel 8.10.: Kruskal Wallis-test tussen de 20 stations op basis van de relatieve abundanties van de predatoren en aaseters (Jensen, 1987a) (n = 60; p = significantie).

pred	1	3	11	18	24	25	26	28	31	32	37	39	43	45	46	54	55	63	65	67
1	//	.	*	.	*	*	.	*	*	.	*	*	*	*	.	.	*	*	.	.
3		//	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	.	.	.	.	.	.	.	.
11			//	.	.	.	.	.	.	*	*	.	.	.	*	.	.	.	.	.
18				//	.	.	.	.	.	*	*	.	.	.	.	.	.	.	.	.
24					//	.	*	.	.	*	.	.	.	.	*	.	.	.	.	.
25						//	*	.	.	*	.	.	.	.	*	.	.	.	.	.
26							//	*	*	.	*	*	*	*	.	.	*	*	.	.
28								//	.	.	.	.	.	.	*	.	.	.	.	.
31									//	*	.	.	.	.	*	.	.	.	.	.
32										//	*	*	*	*	.	.	*	*	.	.
37											//	.	.	.	*	*	.	.	*	*
39												//	.	.	*	*	.	.	*	*
43													//	.	*	.	.	.	.	.
45														//	*	.	.	.	.	.
46															//	.	*	*	.	.
54																//	.	.	.	.
55																	//	.	.	.
63																		//	.	.
65																			//	.
67																				//

Tabel 8.11.: Multipele vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de relatieve abundantie van de predatoren (Jensen, 1987a) (\* zijn significant verschillende stations; p = 0.05).



	najaar '84		voorjaar '85		najaar '85		3 campagnes		gemiddeld	
	(n = 20)		(n = 20)		(n = 20)		(n = 60)		(n = 20)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
pred - Md(Ø)	-0.477	0.017	-0.504	0.012	-0.422	0.032	-0.470	0.001	-0.717	0.001
sort					0.403	0.039			0.405	0.038
slib	-0.447	0.025	-0.494	0.013	-0.414	0.035	-0.507	0.001		
dpt.							-0.256	0.024		
Onch.- dpt.					-0.380	0.049	-0.219	0.046		

Tabel 8.12.: Significante Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de voedingstypes (Jensen, 1987a) en de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte) (p = significantie). (de niet-significante correlaties zijn niet ingevuld; dpt. = diepte)

	K	p
pred.	25.258	0.000
Onch.	10.883	0.054

Tabel 8.13.: Kruskal Wallis-test tussen de 6 twingroepen (gevormd op soortniveau) op basis van de relatieve abundanties van de 2 voedingstypes (Jensen, 1987a) (n = 60; p = significantie).

### 8.1.3. Discussie

#### 8.1.3.1. Evaluatie van de trofische structuur volgens Wieser (1953) en volgens Jensen (1987a).

De stelling van Jensen (1987a) dat de predatoren/omnivoren zoals gedefinieerd door Wieser (1953) niet als een ecologisch coherente groep kunnen beschouwd worden, wordt niet tegengesproken door onze resultaten. Enerzijds zijn de predatoren zoals gedefinieerd door Jensen gekenmerkt door een grotere stabiliteit per station (meer significant verschillende stationsparen); anderzijds zijn de correlaties met de abiotische omgeving, die nog wel voor hetzelfde habitatstype gelden als bij de indeling van Wieser, meer uitgesproken (correlaties gelden voor elke campagne afzonderlijk); dus de predatoren zoals gedefinieerd door Jensen hebben een meer afgebakende habitatspreferentie dan de predatoren/omnivoren naar Wieser (1953).



	K	p
1A	0.623	0.732
1B	8.037	0.018
2A	3.807	0.149
2B	4.786	0.091
pred.	6.342	0.042
Onch.	8.196	0.017

Tabel 8.14.: Kruskal Wallis-test tussen de 3 campagnes op basis van de relatieve abundnaties van alle voedingstypes (n = 60; p = significantie).

De functionele relevantie van de aaseters daarentegen, is niet direct duidelijk. Zo is de temporele variabiliteit per station groter dan de totale variabiliteit (geen significante verschillen tussen de stations) en wordt er noch per campagne, noch over de drie campagnes samen enige correlatie met het abiotisch milieu gevonden. Wanneer de temporele variabiliteit echter nader wordt beschouwd, dan blijkt dat alle replica's waar de relatieve abundantie groter is dan 13 % afkomstig zijn van één van beide najaarscampagnes, en dat in de betreffende stations (stations 25, 28, 39, 43 en 55) steeds een veel lagere abundantie wordt gevonden tijdens het voorjaar (Fig.8.9a. en 8.8b.). De relatieve abundantie van de Oncholaimidae is significant lager tijdens het voorjaar in vergelijking tot beide najaarscampagnes (Tabel 8.14. en 8.15c.). Hierbij is de opruimende functie van deze soorten een mogelijke verklaring voor het feit dat deze voedingsgroep abundanter is tijdens het najaar, aangezien tijdens deze periode meer afgestorven organismen op de bodem aanwezig zijn.

Daarnaast worden bovengenoemde stations meestal gekenmerkt door een lagere abundantie van de niet-selectieve detrituseters (Fig.8.9b.) (op twee replica's na < 31.5 %) tijdens het najaar in tegenstelling tot het voorjaar (> 35 %), terwijl de relatieve abundanties van de epistratumeters en de predatoren relatief constant blijven over de drie campagnes (Fig.8.9c. en d.). Er wordt ook een hoog significante en negatieve correlatie gevonden tussen de Oncholaimidae en de niet-selectieve detrituseters over de drie campagnes samen ( $r_s = -0.475$ , n = 60). Bovendien is, niettegenstaande het ontbreken van enig significante correlatie van de aaseters met één van de abiotische milieufactoren in de Voordelta, de meest uitgesproken gemeenschappelijke eigenschap van de



vijf stations met een hogere abundantie van deze voedingsgroep een klein organisch C-gehalte (Fig.8.10.) en een lage macrofaunadensiteit (Fig.8.11.).

Een mogelijke hypothese is dat in dergelijke detritusarme biotopen aaseters wel degelijk competitief bevoordeeld zijn ten opzichte van de detritusetters tijdens de najaarsperiode. Literatuurgevens tonen aan dat de Oncholaimidae inderdaad eerder met het voedselaanbod dan wel met de sedimentsamenstelling zijn gecorreleerd. In de Liverpool Bay bijvoorbeeld (Ward, 1973) is de dominantie van het genus *Oncholaimus* met respectievelijk 40 en 70 % niet gebonden aan een specifiek habitat. Dergelijke hoge abundantie wordt enerzijds aangetroffen in slibrijk medium zand, en anderzijds in grintrijke, slibarme en grofzandige bodems. Ter hoogte van de Belgische kust (Herman et al., 1985) zijn de Oncholaimidae dominant in slibarme, mediumzandige sedimenten, die verder gekenmerkt zijn door een laag organisch C-gehalte. In het Eems-estuarium (Bouwman, 1983) zijn de Oncholaimidae in de eerste plaats geassocieerd met de voedselarme randen van de intergetijdenplaten.

Bovendien neemt Tietjen (1969) een duidelijke seizoensaliteit waar in de relatieve abundantie van deze familie, met de hoogste abundanties tijdens de herfst (september tot november), en de laagste abundanties van

1B	camp.1	camp.2	camp.3
camp.1	/////	*	*
camp.2		/////	.
camp.3			/////
pred.	camp.1	camp.2	camp.3
camp.1	/////	*	*
camp.2		/////	.
camp.3			/////
Onch.	camp.1	camp.2	camp.3
camp.1	/////	*	.
camp.2		/////	*
camp.3			/////

Tabel 8.15.: Multipele vergelijking van de 3 campagnes na een Kruskal Wallis-test op basis van de relatieve abundanties van de voedingstypes (\* zijn significant verschillend;  $p = 0.05$ ).



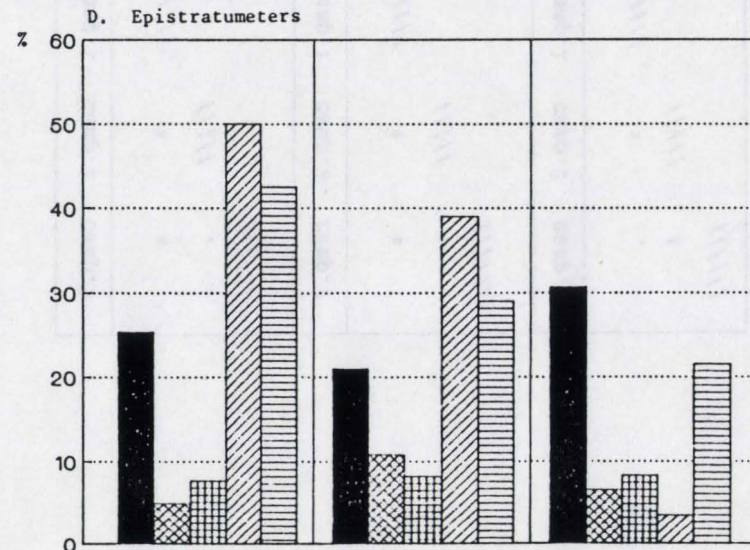
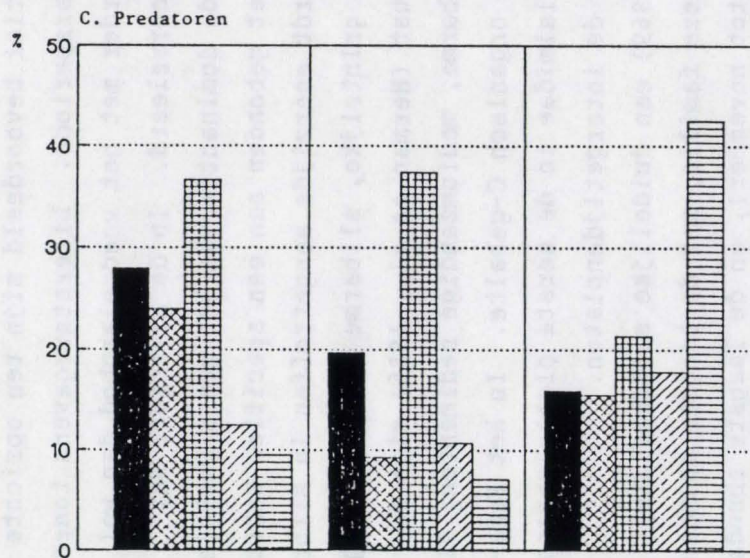
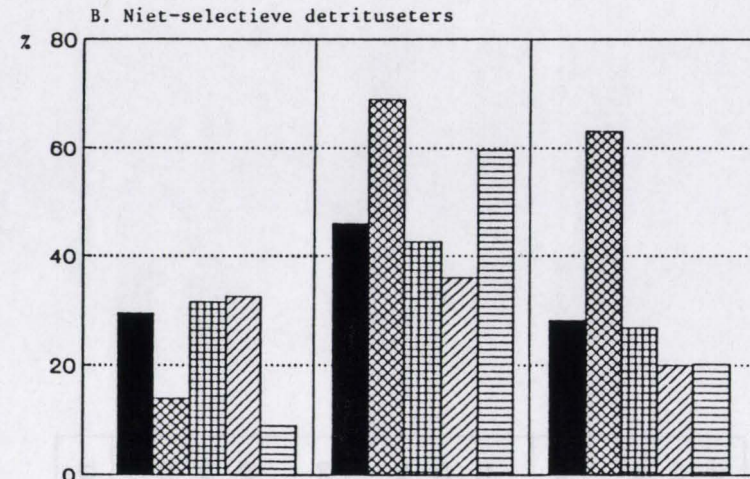
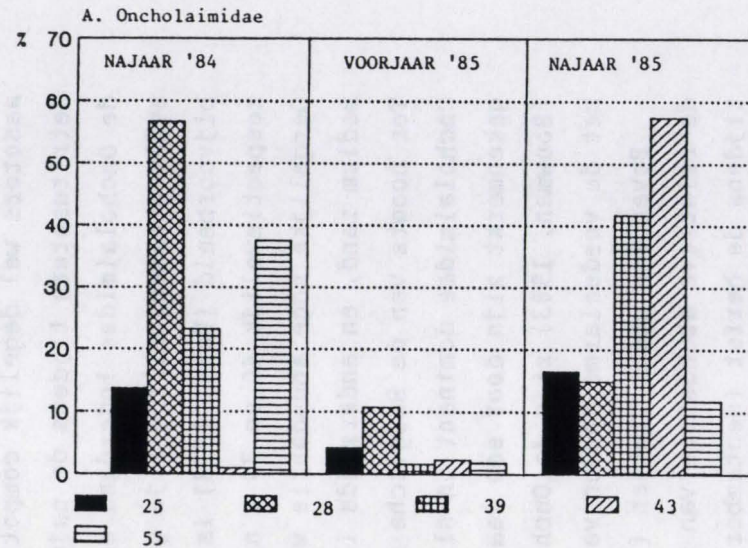


Fig.8.9.: Relatieve abundantie van (a) de Oncholaimidae, (b) de niet-selectieve detrituseters, (c) de predatoren, (d) de epistratumeters in de stations 25, 28, 39, 43 en 55 tijdens de 3 campagnes.



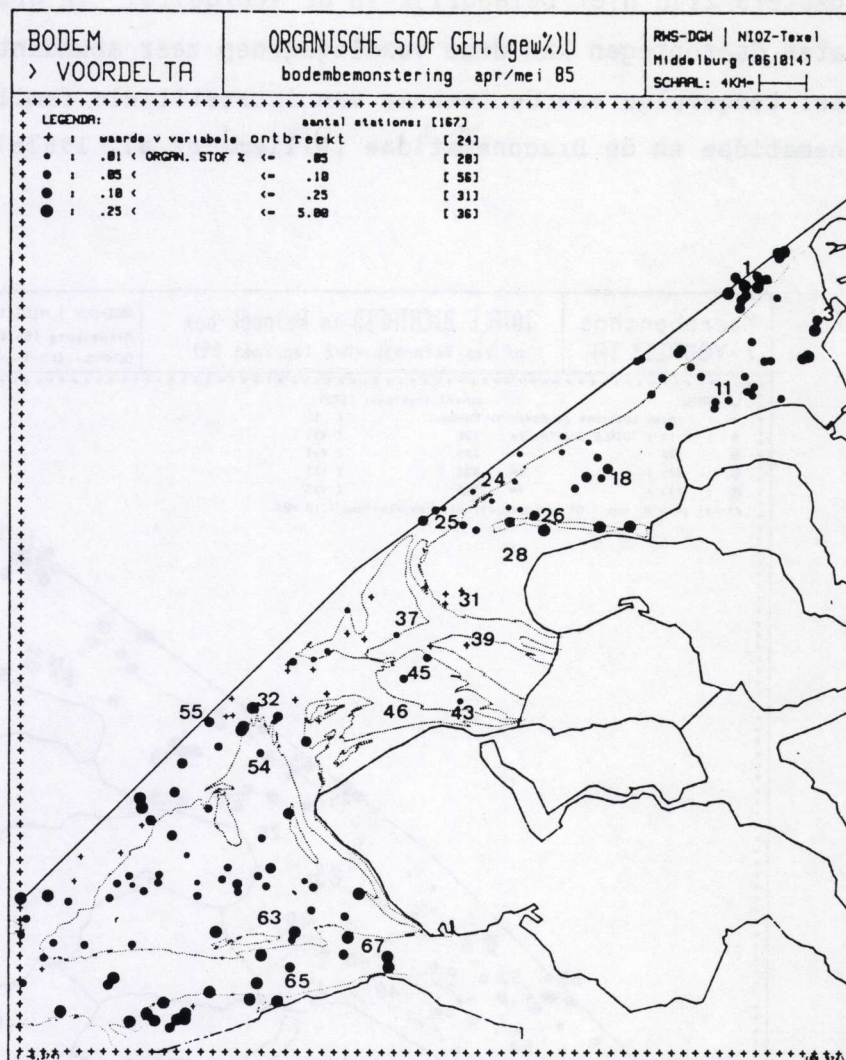


Fig.8.10.: Organisch stofgehalte (in gewichtsprocent) in de Voordelta tijdens het voorjaar '85 (naar Seip en Brand, 1987), met aanduiding van de 20 stations van deze studie.

maart tot en met juli. Ook Hopper en Meyers (1967) stellen duidelijk seizoensgebonden fluctuaties vast (maximum in de winter, minimum in de zomer) in de relatieve abundantie van *Metoncholaimus scissus*. Verder blijkt deze familie ecofysiologisch aangepast te zijn aan voedselarme biotopen, wat reeds werd bediscussieerd in Hoofdstuk 7.

Als besluit van deze evaluatie kan gesteld worden dat zowel de aaseters als de predatoren volgens de indeling van Jensen (1987a) zich als functionele groepen onderscheiden. Daarnaast blijft de indeling van Wieser (1953) echter zijn waarde behouden, mede doordat zowel de Oncholaimidae als de predatoren positief gecorreleerd zijn met de predatoren/omnivoren zoals gedefinieerd door Wieser. De selectieve



detrituseters zijn niet belangrijk in de Voordelta. In grofzandige substraten daarentegen kan deze voedingsgroep zeer abundant zijn, ondermeer tengevolge van de toename van interstitiële families zoals de Epsilonematidae en de Draconematidae (Willems et al, 1982a).

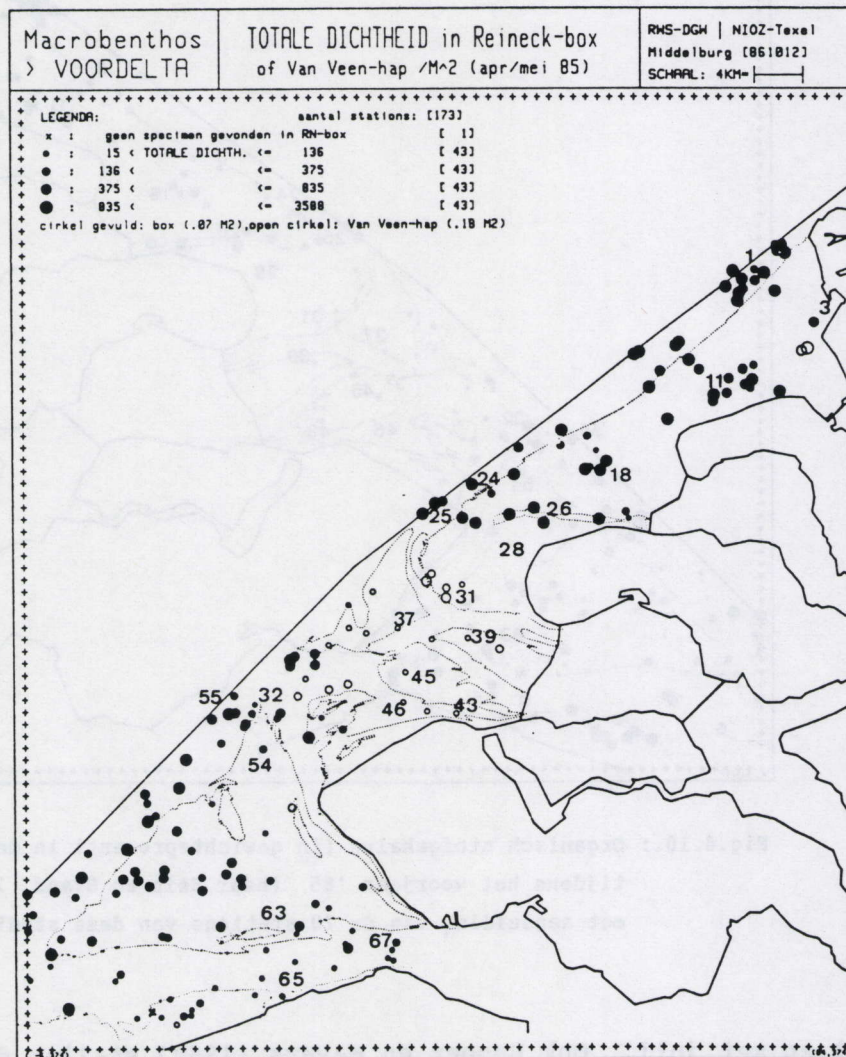


Fig.8.11.: De totale macrofaunadichtheid per staal in de Voordelta tijdens het voorjaar '85 (naar Seip en Brand, 1987), met aanduiding van de 20 stations van deze studie.



#### 8.1.3.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

De bruikbaarheid van de trofische structuur zoals gedefinieerd door Wieser (1953), is reeds herhaaldelijk aangetoond doordat bijna steeds dezelfde correlaties met de sedimentsamenstelling worden teruggevonden. Ook in de Voordelta zijn, zoals in de meeste andere studiegebieden (Wieser, 1959, 1960; Tietjen, 1969, 1977, 1980a; Warwick, 1971; Boucher, 1972; Juario, 1975; Platt, 1977; Willems et al., 1982a) de trofisch minst diverse gemeenschappen (gekenmerkt door de uitgesproken dominantie van de 1B-groep) geassocieerd met de meest slibrijke sedimenten (cfr. TWIN 3). In slibrijke zandstations zijn de niet-selectieve detrituseters nog steeds dominant, zij het dat de relatieve abundantie van de epistratumeters is toegenomen (cfr. TWIN 4a). Slibarme substraten zijn gekenmerkt door hogere abundanties van zowel de 2A als de 2B groep, waarbij geen van beide voedingstypes uitgesproken dominant zijn (cfr. TWIN 1a, TWIN 1b, TWIN 2, TWIN 4b).

De meest voor de hand liggende verklaring voor deze relatie is het voedselaanbod dat karakteristiek is voor elk sedimenttype. Zo wordt er meestal een groter percentage predatoren/omnivoren gevonden in de meest oligotrofe substraten (King, 1962; Bouwman, 1983; Alongi, 1986); deze soorten zijn ook dikwijls dominant in mechanisch verstoorde milieus waar optimale condities voor de groei van bacteriën en diatomeeën ontbreken, of waar kleine voedselpartikels voortdurend worden uitgespoeld. In fijne sedimenten, waar bacteriën en detritus meer abundant zijn dan in grovere zanden, zijn vooral detrituseters aanwezig, omdat deze zich in de eerste plaats voeden met fijn organisch materiaal (Ward, 1975). Hogere abundanties van epistratumeters zijn meestal geassocieerd met slibarme, mediumzandige stabiele sedimenten, omdat ze meestal grotere partikels consumeren of zandkorrels afschrappen met hun tanden (Alongi, 1986). Ze zijn minder abundant in slib en fijn zand omdat een minimale partikelgrootte is vereist (Alongi en Tietjen, 1980).

Deze correlaties vertonen echter evengoed uitzonderingen. Zelfs per station worden, niettegenstaande de stabiliteit van het sediment, grote variaties in de trofische structuur geobserveerd.



#### 8.1.3.3. Temporele variabiliteit

Uit de classificatie van de stations door middel van twinspan, blijkt reeds de grote temporele variabiliteit die de trofische structuur van de nematodengemeenschappen in de Voordelta kenmerkt. Vanaf de eerste dichotomie zijn de respectievelijke campagnes van zeven stations (3, 26, 28, 55, 63, 65 en 67) reeds opgesplitst over de gevormde twingroepen. Noch uit deze analyse, noch uit een Kruskal Wallis-test tussen de drie campagnes, blijkt enige seizoensgebonden variatie van de relatieve abundanties van de soorten. Met uitzondering van de niet-selectieve detrituseters waarvan de relatieve abundanties significant verschillen tussen de eerste en de tweede campagne, zijn de campagnes verder niet discrimineerbaar voor één van de vier voedingstypes (Tabel 8.14.). Nochtans kan verwacht worden dat voedingsgroepen zoals de epistratumeters, waarvoor microalgen een belangrijke voedselbron uitmaken, dezelfde seizoenaliteit vertonen als hun voedselbron, namelijk een piek in de lente en de zomer (Tietjen, 1969; Platt, 1977). Maar zelfs binnen elke campagne wordt geen enkele correlatie gevonden met het chlorofyll a-gehalte.

In twee van de zeven stations (stations 25 en 55), die reeds bij de eerste dichotomie opsplitsen, is de temporele variabiliteit wel seizoensgebonden, deels als gevolg van de hogere abundantie van de Oncholaimidae tijdens het najaar. De 2B-groep (= Oncholaimidae en predatoren) volgt grotendeels dezelfde trend (zie boven).

In geen enkel station is de wijziging in de trofische structuur een gevolg van een toe- of afname van het aantal soorten van een bepaald voedingstype : (1) ofwel verandert de relatieve abundantie van meerdere soorten van een bepaald voedingstype in dezelfde richting (vb. station 63); (2) ofwel zijn wijzigingen in de trofische structuur het gevolg van het verdwijnen van één enkele dominante soort. Zo is in station 3 *Hypodontolaimus setosus* nog met 0.61 % vertegenwoordigd in het najaar van '85, in tegenstelling tot de 30 % tijdens het najaar '84.

In het eerste geval is de kans groter dat wijzigingen in de trofische structuur het gevolg zijn van externe milieufactoren, gecorreleerd met het voedselaanbod, aangezien verschillende soortenpopulaties, met als veronderstelde gemeenschappelijke eigenschap de voedingsstrategie, dezelfde veranderingen ondergaan.

In het tweede geval zijn de wijzigingen in de trofische structuur het gevolg van de populatiedynamica van één enkele soort, zodat deze



veranderingen minder noodzakelijk gecorreleerd zijn met wijzigingen in het milieu, en evengoed een intrinsiek kenmerk van de populatie kunnen zijn.

De hoge abundantie van de Oncholaimidae is op station 25 na, ook steeds te wijten aan de uitgesproken dominantie van een soort, namelijk *Viscosia langrunensis* in de stations 28, 39 en 43, en *Metoncholaimus scanicus* in station 55. In station 25 zijn drie *Viscosia* soorten relatief abundant. De meeste Oncholaimidae soorten reproduceren echter één tot twee maal per jaar, waarbij het voor de hand ligt dat de reproductie-activiteit plaatsgrijpt op het moment dat de levensomstandigheden, en ook het voedselaanbod, het meest gunstig zijn. Soorten die meerdere generaties per jaar vertonen (vb. *H. setosus*) reproduceren minder voorspelbaar. In dergelijk geval is de kunstmatige discriminatie tussen voedingstypes misleidend aangezien de trofische structuur enorm varieert afhankelijk van de reproductieperiode van de dominante soort(en). Vandaar dat er nog steeds nood is aan een meer ecologisch gefundeerde groepering van soorten, waarbij naast de voedingsstrategie ook andere bioenergetische functies worden beschouwd. Het werk van Jensen (1987a) vormt een belangrijke bijdrage in deze context.

## 8.2. Competitie voor voedsel

Er is weinig evidentie over het belang van competitie voor voedsel binnen nematodengemeenschappen : de morfologie van de kop en de mondholte is zeer divers en wijst reeds op verschillende functies en trofische posities van de verschillende genera. Bovendien is volgens Jensen (1987a) de voedselopname zo specifiek (zie experimenten van Tietjen en Lee, 1973 en 1977) dat zelfs tussen morfologisch verwante soorten competitie voor voedsel geen limiterende rol in hun verspreiding kan spelen.

De experimenten van Alongi en Tietjen (1980) tonen echter aan dat er significante competitieve interacties bestaan tussen soorten met een sterk gelijkende mondholte. De groei en zelfs de voedselselectie van sommige populaties blijkt immers te variëren naargelang de aan- of afwezigheid van andere soorten in de cultuur.

De hypothese van Connell (1980) en Fleeger en Decho (1987) dat onder andere competitie voor voedsel de selectieve druk is die leidt tot



specifieke dieptepreferenties, sluit aan bij de bevindingen van Alongi en Tietjen (1980). De horizontale verspreiding zou echter volgens Connel (1980) uitsluitend afhankelijk zijn van fysische factoren. Door de ruimtelijke scheiding van niches wordt voedselcompetitie vermeden. Zo leven bepaalde *Sabatieria* soorten die zeer abundant kunnen zijn in slib, in verschillende microhabitaten, die worden gekarakteriseerd door de diepte in het sediment en de hiermee geassocieerde zuurstofgradient, waardoor interspecifieke competitie wordt geminimaliseerd aldus Jensen (1981, 1983). Joint et al. (1982) vinden twee *Sigmaphoranema* soorten met een identieke mondholtestructuur in hetzelfde staal, zij het met een volledig gescheiden verticale distributie. In een slibrijk zandstation ter hoogte van de Duitse Bocht zijn echter drie *Microloaimus* soorten aanwezig zonder enige indicatie van verticale nichedifferentiatie (Juario, 1975). Uitsluitsel betreffende het belang van competitie voor voedsel vereist duidelijk meer gedetailleerde studies van de dieptepatronen van soortenrijke gemeenschappen in relatie tot het voedselaanbod.

Daarnaast zou de competitie tussen macro- en meiobenthische bacteriëneters grotendeels gereduceerd zijn omdat meiobenthische organismen, meer bepaald de nematoden, door hun activiteiten in het sediment de bacteriële populaties onderhouden (Gerlach, 1978). De groei van deze populaties neemt zelfs toe in aanwezigheid van nematoden (Ingman et al., 1985; Anderson et al., 1983 en Abrams en Mitchell, 1980). Door 'grazing', de mechanische afbraak van detrituspartikels, de recyclage van stikstof en fosforhoudende nutriënten, bioturbatie en door secretie van 'mucus traps' worden de levensomstandigheden voor bacteriën plaatselijk verbeterd en de veroudering van deze populaties verhinderd (zie overzichtsartikel, Tietjen, 1980b). Volgens Rudnick et al. (1985) is de competitie minimaal aangezien macrobenthische organismen in het sediment foerageren, in tegenstelling tot de meiofauna die vooral tegen het sedimentsoppervlak actief is.

Verscheidene studies suggeren ook een negatieve correlatie tussen macro- en meiobenthos (Elmgren, 1978; Warwick en Gee, 1984; Warwick et al., 1986a) waarbij Elmgren (1978) concludeert dat competitie en verstoring vooral belangrijk zijn in voedselrijke gebieden (zie Hoofdstuk 4).



## 9. BIOMASSA

### 9.1. Resultaten

#### 9.1.1. Individuele biomassa

##### 9.1.1.1. Gemiddelde waarden per station en temporele variabiliteit

De gemiddelde biomassa per individu (= individuele biomassa) en per station varieert tussen 0.085 en 2.460 µg drooggewicht (dwt) en bedraagt gemiddeld 0.402 µg voor de Voordelta (Tabel 9.1.; Fig.9.1.). De hoogste individuele biomassa wordt gevonden in station 46 (gem. 1.200 µg dwt). In de stations 43, 45, 55 en 65 bedraagt de gemiddelde individuele biomassa tussen 0.500 en 0.700 µg dwt. In de overige stations is de

st.	Individuele biomassa			Totale biomassa		
	naj.'84	voorj.'85	naj.'85	naj.'84	voorj.'85	naj.'85
1	0.248	0.409	0.229	1.328	0.964	1.016
3	0.291	0.249	0.085	0.746	0.483	0.217
11	0.162	0.435	0.156	0.069	0.234	0.065
18	0.176	0.353	0.183	0.052	0.121	0.065
24	0.348	0.528	0.284	0.135	0.146	0.162
25	0.184	0.204	0.184	0.032	0.065	0.046
26	0.185	0.371	0.167	2.047	0.236	1.194
28	0.190	0.555	0.291	0.041	0.059	0.067
31	0.248	0.328	0.340	0.028	0.072	0.074
32	0.192	0.329	0.350	0.464	0.842	1.098
37	0.275	0.700	0.154	0.034	0.060	0.017
39	0.251	0.282	0.205	0.075	0.070	0.057
43	0.383	0.804	0.387	0.099	0.040	0.062
45	0.297	1.400	0.347	0.058	0.050	0.062
46	0.541	2.459	0.600	0.640	0.189	0.344
54	0.260	0.176	0.385	0.055	0.058	0.098
55	0.816	0.443	0.588	2.063	0.823	0.899
63	0.157	0.410	0.541	0.037	0.094	0.108
65	0.261	0.500	1.349	0.022	0.237	0.285
67	0.354	0.543	0.251	0.072	0.883	0.383

Tabel 9.1.: Individuele biomassa (in µg dwt) en totale biomassa per oppervlakte-eenheid (in mg dwt/10 cm<sup>2</sup>) per station en per campagne.



	K	p
Ind.biomassa	26.590	0.115
Tot.biomassa	41.062	0.002

Tabel 9.2.: Kruskal Wallis-test tussen de 20 stations op basis van de individuele (ind.) en de totale (tot.) biomassa per oppervlakte-eenheid (n = 60; p = significantie).

	K	p
Ind.biomassa	11.850	0.003
Tot.biomassa	2.71	0.250

Tabel 9.3.: Kruskal Wallis-test tussen de 3 campagnes op basis van de individuele en de totale biomassa per oppervlakte-eenheid (n = 60; p = significantie).

st.	(1)	(2)	(3)
1	68	54	68
3	51	58	63
11	63	55	70
18	62	31	58
24	60	53	93
25	77	60	65
26	62	51	77
28	97	54	75
31	59	57	53
32	59	57	73
37	64	33	66
39	80	29	85
43	56	63	74
45	58	75	55
46	56	74	39
54	67	66	61
55	76	81	66
63	70	76	69
65	70	75	74
67	67	83	42

Tabel 9.4.: Relatieve abundanties (%) van de juvenielen per station en per campagne (1 : najaar '84; 2 : voorjaar '85; 3 : najaar '85)



individuele biomassa steeds kleiner dan 0.400  $\mu\text{g}$ . Er bestaan echter geen significante verschillen tussen de 20 stations (Tabel 9.2.).

Wel wordt een duidelijke seizoensgebonden variatie waargenomen (Kruskal Wallis-test tussen de drie campagnes, Tabel 9.3.), waarbij de individuen gemiddeld zwaarder zijn tijdens het voorjaar (gem. 0.578  $\mu\text{g}$  dwt), in vergelijking tot de twee najaarscampagnes (gem. 0.291 en 0.353  $\mu\text{g}$  dwt). Deze seizoensaliteit is het meest uitgesproken in de stations 1, 11, 18, 24, 26, 28, 37, 43, 45, 46 en 67 (Fig.9.1.). In zeven van deze stations (1, 11, 18, 24, 26, 28 en 37) gaan de hogere biomassawaarden tijdens het voorjaar gepaard met een lager percentage juvenielen (Tabel 9.4.). Er wordt echter geen correlatie gevonden tussen de relatieve abundantie van de juvenielen en de individuele biomassa ( $r_s = -0.098$ ,  $n = 40$ ). In station 55 is de individuele biomassa groter tijdens het najaar in vergelijking met het voorjaar (Fig.9.1.).

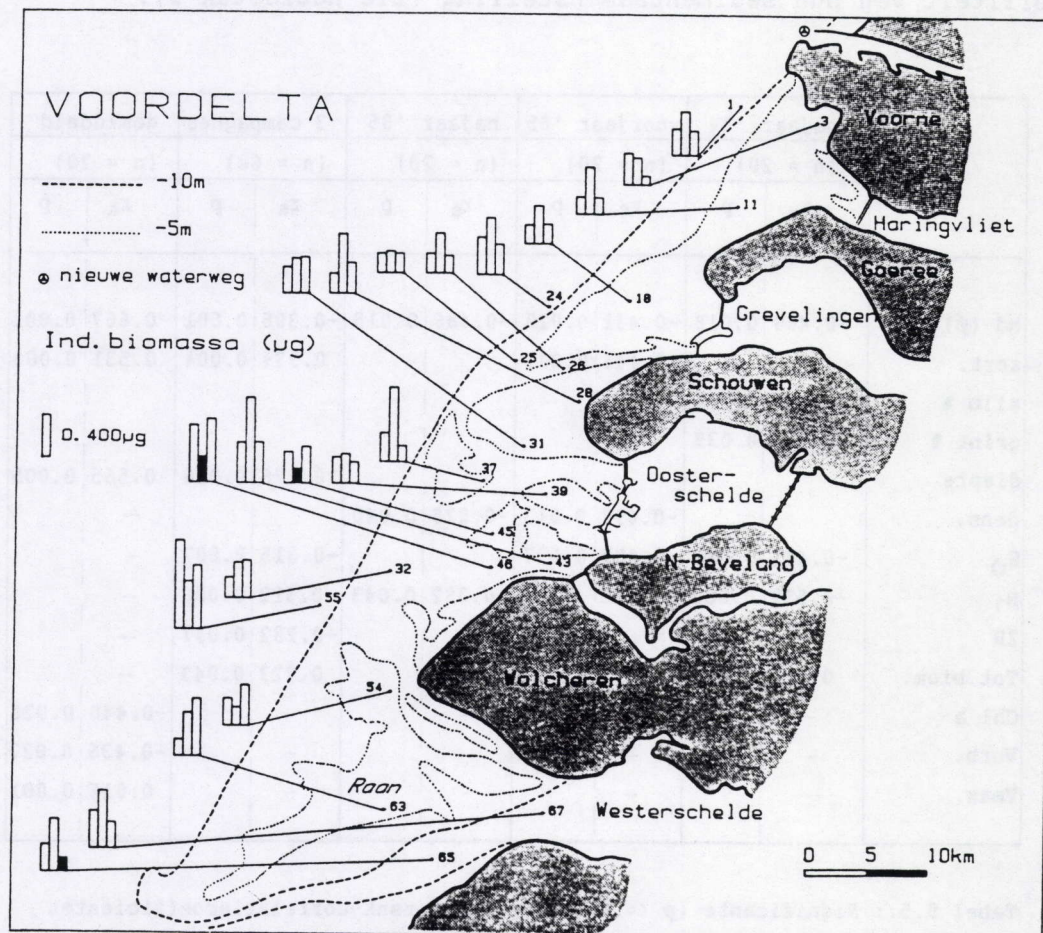


Fig.9.1.: Individuele biomassa (in  $\mu\text{g}$  dwt) in de Voordelta per station en per campagne (in volgorde : najaar '84, voorjaar '85 en najaar '85) (volle staven geven de gemeten waarde  $\times 10^{-1}$ )



### 9.1.1.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

Er bestaat voor elke campagne een significante correlatie tussen de individuele biomassa en de mediane korrelgrootte (Tabel 9.5.). Verder worden nog correlaties gevonden met de sortering van het sediment en de diepte (Tabel 9.5.). De kleinste gemiddelde biomassa per individu wordt gevonden in de fijnste en de best gesorteerde sedimenten en in de meest ondiepe stations.

Er wordt ook een negatieve correlatie gevonden met het chlorofyl a-gehalte, of met andere woorden de individuen zijn gemiddeld zwaarder bij een laag chlorofyl a-gehalte. Verder daalt de individuele biomassa naarmate de orbitaalsnelheid en de maximale stroomsnelheid respectievelijk toe- en afnemen (Tabel 9.5.).

De individuele biomassa is ook significant verschillend (Tabel 9.6.) tussen de twee stationsgroepen die worden onderscheiden op basis van de stabiliteit van hun sedimentsamenstelling (zie Hoofdstuk 3).

	najaar '84		voorjaar '85		najaar '85		3 campagnes		gemiddeld	
	(n = 20)		(n = 20)		(n = 20)		(n = 60)		(n = 20)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
Md ( $\phi$ )	-0.469	0.018	-0.431	0.029	-0.486	0.015	-0.386	0.001	0.667	0.001
sort.			0.444	0.025			0.334	0.004	0.531	0.008
slib %	0.510	0.011								
grint %	0.402	0.039								
diepte							0.278	0.016	0.565	0.005
dens.			-0.497	0.013	-0.228	0.040			-	
$N_0$	-0.441	0.026	-0.407	0.037			-0.315	0.007	-	
$N_1$	-0.539	0.007			-0.392	0.043	-0.322	0.006	-	
2B							-0.232	0.037	-	
Tot.biom.	0.521	0.009					0.223	0.043	-	
Chl a	-		-		-		-		-0.440	0.026
Vorb.	-		-		-		-		-0.436	0.027
Vmax.	-		-		-		-		0.816	0.001

Tabel 9.5.: Significante ( $p \leq 0.05$ ) Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de individuele biomassa, en verschillende biotische parameters (diversiteitsindices, voedingstypes, densiteit, totale biomassa) en de abiotische omgevingsfactoren (sediment, diepte, waterkwaliteit en hydrodynamiek)(- is niet berekend; p = significantie).



	K	p
Ind.biomassa	9.565	0.002
Tot.biomassa	0.006	0.940

Tabel 9.6.: Kruskal Wallis-test op basis van de individuele en de totale biomassa per oppervlakte-eenheid tussen de 2 stationsgroepen, die zich onderscheiden op basis van de stabiliteit van hun sedimentsamenstelling (n = 60; p = significantie).

#### 9.1.1.3. Correlaties met andere gemeenschapsparameters

De individuele biomassa is niet significant verschillend tussen de respectievelijke twingroepen, die gevormd zijn op basis van de soortensamenstelling (Tabel 9.7) .

De individuele biomassa is negatief gecorreleerd met de diversiteitsindices  $N_0$  en  $N_1$  (Tabel 9.5). De kleinste individuele biomassawaarden zijn geassocieerd met de meest diverse gemeenschappen. Verder neemt de gemiddelde biomassa per individu toe naarmate de densiteit afneemt en de totale biomassa per oppervlakte-eenheid toeneemt. Bovenstaande correlaties gelden niet voor elke campagne afzonderlijk.

Tenslotte wordt over de drie campagnes samen nog een negatieve en laag significante correlatie gevonden met de relatieve abundantie van de predatoren/omnivoren (2B groep; Tabel 9.5.).

	1e dichotomie		2e dichotomie	
	K	p	K	p
Ind.biomassa	2.720	0.099	4.480	0.213
Tot.biomassa	17.907	0.000	27.737	0.000

Tabel 9.7.: Kruskal Wallis-test op basis van de individuele en de totale biomassa per oppervlakte-eenheid tussen respectievelijk 2 en 4 twingroepen (gevormd op soortniveau) (n = 60; p = significantie).



# KAMPAGNE 3 (ln getransformeerd)

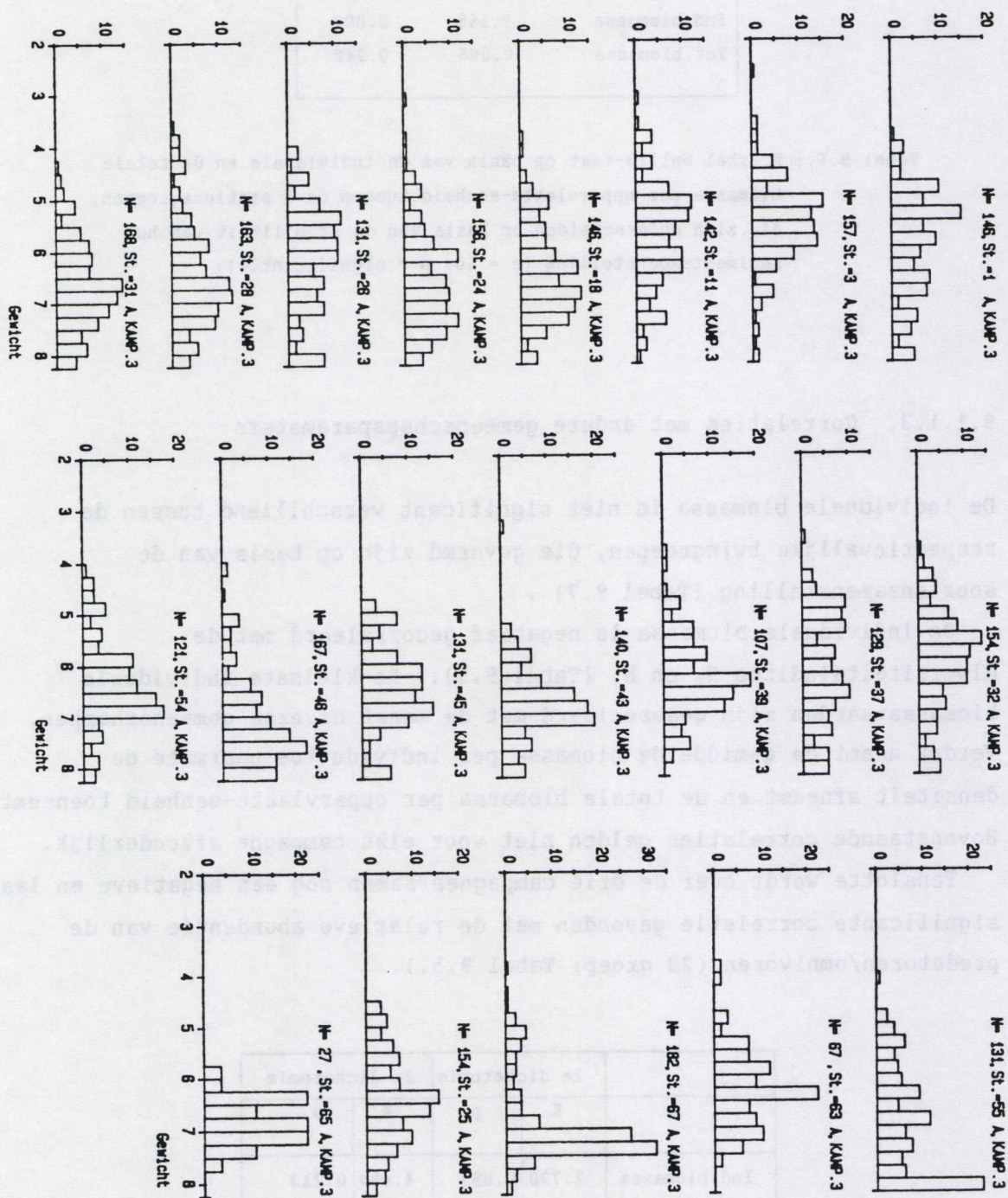


Fig.9.2.: Biomassaspectra per station tijdens het najaar '85 (Kamp.3)  
 (= aantal individuen per biomassaklasse in  $\mu\text{g wt}$ ,  $\ln$  getransformeerd). (a - t : 20 stations; N = aantal individuen per station).



### 9.1.2. Biomassaspectra

Om een idee te verkrijgen van de verdeling van de individuen over de verschillende biomassaklassen werd voor één van de campagnes de biomassaspectra van de 20 stations in detail bestudeerd. Voor elk staalnamepunt van het najaar '85 (campagne 3) werden de relatieve abundanties van het aantal individuen uitgezet per biomassaklasse. Fig.9.2 toont de respectievelijke spectra, waarbij de biomassawaarden  $\ln$  zijn getransformeerd. Voor elk individu werd de biomassa, die is gegeven in  $\mu\text{g}$  versgewicht (wvt), berekend op basis van lengte- en breedtemetingen door gebruik te maken van de formule van Andrassy (1956). In Tabel 9.8 is voor elk staalnamepunt de modale klasse en de gemiddelde

st.	Modus	gem. Ind.b.	S.F.
1	5.25	6.002	0.086
3	5.00	5.566	0.071
11	5.00	5.815	0.085
18	6.75	6.506	0.074
24	7.25	6.583	0.081
25	6.25	6.406	0.069
26	5.25	6.209	0.094
28	6.75	6.470	0.080
31	6.50	6.671	0.065
32	5.50	6.062	0.079
37	6.50	6.218	0.096
39	6.25	6.329	0.075
43	7.00	6.814	0.060
45	6.75	6.505	0.075
46	7.50	7.125	0.067
54	6.75	6.330	0.080
55	8.00	6.966	0.098
63	6.25	6.406	0.069
65	6.75	6.789	0.084
67	7.25	6.886	0.061

Tabel 9.8.: Modus = Modale klasse van de biomassaspectra (zie Fig.9.2.); gem. ind.b.= gemiddelde individuele biomassa, berekend op basis van metingen,  $\ln$  getransformeerd, en uitgedrukt in  $\mu\text{g}$  wvt, S.F.= standaardfout van individuele biomassa per station tijdens het najaar '85.



individuele biomassa (ln getransformeerd) gegeven samen met de respectievelijke standaardfouten. De individuele biomassa, berekend op basis van lengte- en breedtemetingen is hoog significant gecorreleerd ( $r_s = 0.634$ ;  $n = 20$ ) met de gewogen individuele biomassa (zie boven).

Een parametrische variantieanalyse toont aan dat er significante verschillen bestaan tussen de 20 stations op basis van de respectievelijke biomassaspectra :

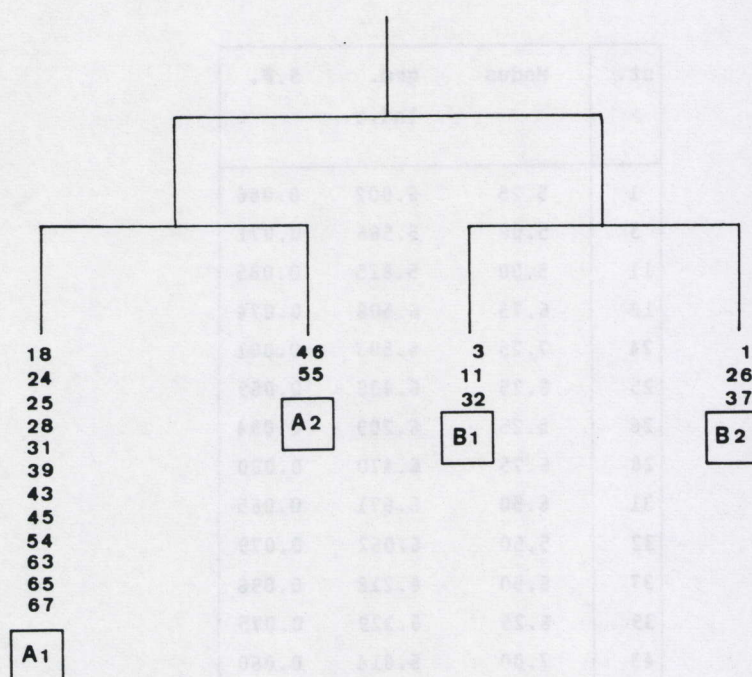


Fig.9.3.: Twinspanclassificatie van de stations op basis van de biomassa-spectra.



	df	SS	MS	F
tussen stations	19	430.541	22.668	26.271
binnen stations	2.699	2328.053	0.863	
totale variatie	2.718	2758.594		

Aan de hand van een twinspan met als variabelen de relatieve abundantie per biomassaklasse en met als respectievelijke cut levels 0 %, 2 %, 5 %, 7 % en 10 %, wordt een idee verkregen welke stations een gelijkaardig biomassaspectrum vertonen (Fig.9.3.). Bij een eerste dichotomie onderscheiden de stations 1, 3, 11, 26, 32 en 37 zich van de overige stations. Bij een tweede opsplitsing worden volgende groepen gevormd :

TWIN A1 : stations 18, 24, 28, 31, 54, 67, 65, 25, 43, 45, 39 en 63

TWIN A2 : stations 46 en 55

TWIN B1 : stations 3, 11 en 32

TWIN B2 : stations 1, 26 en 37

De twee twingroepen (A en B), gevormd na de eerste dichotomie, zijn hoog significant verschillend (Tabel 9.9.) voor de mediane korrelgrootte en laag significant verschillend voor de slibfractie. De bij de tweede dichotomie gevormde twingroepen zijn onderling eveneens significant verschillend (Tabel 9.9.) voor beide bovenstaande factoren. Daarnaast worden er ook nog significante verschillen gevonden voor de grintfractie en de diepte (Tabel 9.9.).

	1e dichotomie		2e dichotomie	
	K	P	K	P
Md ( $\phi$ )	21.158	0.000	23.762	0.000
slib %	5.288	0.020	12.925	0.005
grint %			10.580	0.014
diepte			8.252	0.041

Tabel 9.9.: Kruskal Wallis-test op basis van de abiotische omgevingsfactoren tussen respectievelijk 2 en 4 twingroepen (gevormd op basis van de biomassaspectra) (n = 60; p = significantie) (niet-significante verschillen zijn niet gegeven).



### 9.1.3. Totale biomassa

#### 9.1.3.1. Gemiddelde waarden per station

De totale biomassa per station varieert tussen 0.20 tot 2.05 mg drooggewicht per 10 cm<sup>2</sup> (Tabel 9.1.; Fig.9.4.). Op basis van onderlinge significante verschillen (Tabel 9.2. en 9.10.) kunnen de stations onderverdeeld worden in drie groepen, waarbij de stations 1, 3, 26, 32 en 55 (groep 1), gekenmerkt door hoge biomassawaarden (0.480 tot 1.260 mg dwt per 10 cm<sup>2</sup>), zich significant onderscheiden van de stations 11, 18, 25, 28, 31, 37, 39, 43, 45, 54, 63 en 65 (groep 3), waar de gemiddelde biomassa per station minder dan 0.122 mg/10 cm<sup>2</sup> bedraagt. De stations 24, 46 en 67 (groep 2), met een gemiddelde biomassa van 0.147 tot 0.446 mg/10 cm<sup>2</sup>, vormen een intermediaire groep. Er worden geen significante verschillen gevonden tussen de drie campagnes (Tabel 9.3.).

	1 3 26 32 55	24 46 67	11 18 25 28 31 37 39 43 45 54 63 65
1		*	* * * * * * * * * * * *
3			* * * * * * * * * * * *
26		*	* * * * * * * * * * * *
32		*	* * * * * * * * * * * *
55			* * * * * * * * * * * *
24			* * * * *
46			* * * *
67			*
11			
18			
25			
28			
31			
37			
39			
43			
45			
54			
63			
65			

Tabel 9.10.: Multipele vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de totale biomassa per oppervlakte-eenheid (\* zijn significant verschillende stations; p = 0.05). De stations zijn gegroepeerd op basis van hun onderlinge significante verschillen.



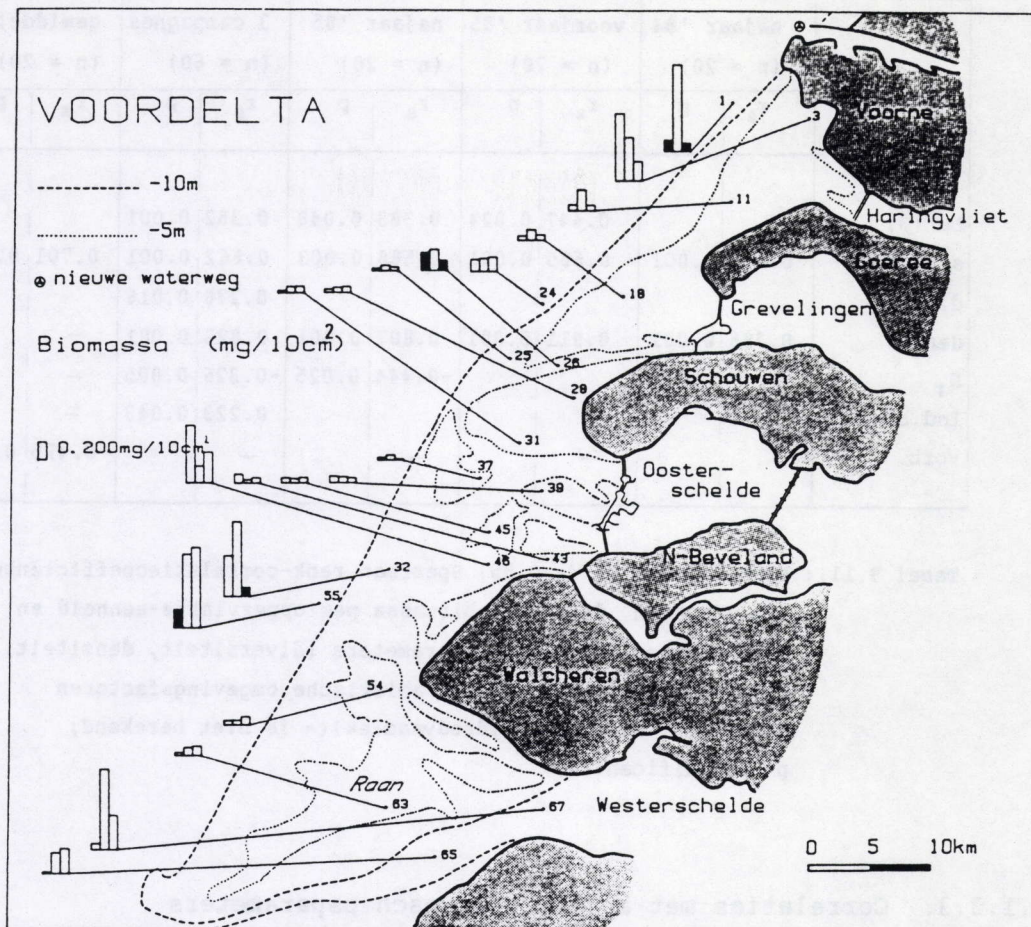


Fig.9.4.: Totale biomassa per oppervlakte-eenheid (in mg dwt/10 cm<sup>2</sup>) in de Voordelta per station en per campagne (in volgorde : najaar '84, voorjaar '85 en najaar '85; volle staven geven de gemeten waarde x 10<sup>-1</sup>).

#### 9.1.3.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

De totale biomassa is steeds significant gecorreleerd met de slibfractie en de mediane korrelgrootte (Tabel 9.11.). Wat de overige omgevingsfactoren betreft, worden nog laag significante correlaties gevonden met de orbitaalsnelheid en de diepte (Tabel 9.11.). De hoogste biomassawaarden zijn geassocieerd met de meest slibrijke en fijnzandige sedimenten.

Er worden geen significante verschillen gevonden tussen de twee stationsgroepen die zich onderscheiden op basis van de stabiliteit van de sedimentsamenstelling (Tabel 9.6.).



	najaar '84 (n = 20)		voorjaar '85 (n = 20)		najaar '85 (n = 20)		3 campagnes (n = 60)		gemiddeld (n = 20)	
	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p	$r_s$	p
Md ( $\emptyset$ )			0.447	0.024	0.383	0.048	0.382	0.001		
slib %	0.681	0.001	0.685	0.001	0.588	0.003	0.662	0.001	0.701	0.001
diepte							0.278	0.016		
dens.	0.795	0.001	0.911	0.001	0.807	0.001	0.828	0.001	—	
$N_1$					-0.444	0.025	-0.326	0.005	—	
Ind.biom.							0.223	0.043	—	
Vorb.	—		—		—		—		-0.425	0.031

Tabel 9.11.: Significante ( $p \leq 0.05$ ) Spearman rank-correlatiecoëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de totale biomassa per oppervlakte-eenheid en verschillende biotische parameters (diversiteit, densiteit, individuele biomassa) en de abiotische omgevingsfactoren (sediment, diepte en hydrodynamiek) (- is niet berekend; p = significantie).

#### 9.1.3.3. Correlaties met andere gemeenschapsparameters

De totale biomassa is hoog significant en positief gecorreleerd met de densiteit (Tabel 9.11). Verder worden hoog significante verschillen gevonden tussen de respectievelijke twingroepen, die zich onderscheiden op basis van de soortensamenstelling (Tabel 9.7. en 9.12) :

- TWIN 4a onderscheidt zich, op TWIN 2 na, door zijn hoge biomassawaarden.
- In TWIN 2 is de gemiddelde biomassa nog steeds relatief groot, zij het niet meer significant groter dan in TWIN 4b en 3.
- TWIN 3, is met uitzondering van TWIN 4a, van geen enkele twingroep significant verschillend.
- TWIN 4b onderscheidt zich van TWIN 1b door zijn hogere biomassawaarden, en van TWIN 4a door zijn lagere biomassawaarden.
- TWIN 1a en 1b worden gekenmerkt door lage biomassawaarden per oppervlakte-eenheid, waardoor beide groepen significant verschillen van TWIN 4a, TWIN 4b en TWIN 2.



	TWIN 1a	TWIN 1b	TWIN 2	TWIN 3	TWIN 4a	TWIN 4b
TWIN 1a	//////	.	*	.	*	*
TWIN 1b		//////	*	.	*	*
TWIN 2			//////	.	.	.
TWIN 3				//////	*	.
TWIN 4a					//////	*
TWIN 4b						//////

Tabel 9.12.: Multiële vergelijking van de 6 twingroepen (gevormd op soortniveau) na een Kruskal Wallis-test op basis van de totale biomassa per oppervlakte-eenheid (\* zijn significant verschillende twingroepen;  $p = 0.05$ ).

## 9.2. Discussie

### 9.2.1. De individuele biomassa

#### 9.2.1.1. Temporele variabiliteit en relatie met de soortensamenstelling

De seizoensgebonden fluctuaties van de individuele biomassa, met hogere waarden tijdens het voorjaar, kunnen voor een deel van de stations (1, 11, 18, 24, 26, 28 en 37) verklaard worden op basis van het hoger percentage juvenielen tijdens het najaar in vergelijking tot het voorjaar.

In de stations met de grootste ( $> 0.500 \mu\text{g dwt}$ ) gemiddelde individuele biomassa (stations 43, 45, 46, 55 en 65) verandert het percentage juvenielen echter recht evenredig met de individuele biomassa in de tijd. De soms zeer uitgesproken, temporele fluctuaties van de individuele biomassa in deze stations zijn verder ook niet altijd te verklaren aan de hand van wijzigingen in de soortensamenstelling van de respectievelijke gemeenschappen. De hoge individuele biomassa in station 55 tijdens het najaar '84 kan wel verklaard worden door de uitgesproken dominantie van *Metoncholaimus scanicus* (37 %), terwijl deze grote soort eerder zeldzaam ( $< 2\%$ ) is tijdens het voorjaar, en de gemiddelde individuele biomassa in dit station wordt gereduceerd tot  $0.400 \mu\text{g dwt}$ .

In station 46 is de hoge gemiddelde biomassa per individu ( $0.500 - 2.500 \mu\text{g dwt}$ ) steeds gecorreleerd met de uitgesproken dominantie van *Sabatieria celtica* en *Sabatieria punctata* ( $> 50\%$ ).

Station 45 wordt gekenmerkt door de dominantie van *Dichromadora hyalocheile* en *Sabatieria punctata* tijdens het najaar, terwijl in het voorjaar vooral grote subdominante soorten voorkomen (o.a. *Axonolaimus*



*helgolandicus*, *Chromaspirina spec.*, *Daptonema kornoeense*, *Epacanthion galeatum*, *Mesacanthion africanthiforme* en *Onyx perfectus*).

In station 43 is de hogere individuele biomassa tijdens het voorjaar gecorreleerd met de hogere abundanties van *Stephanolaimus elegans* en *Ascolaimus elongatus*.

De hogere biomassa per individu tijdens het najaar '85 in station 65 wordt verklaard door de afwezigheid van kleinere soorten en de dominantie van *Daptonema tenuispiculum*, *Sabatieria punctata* en *Ascolaimus elongatus*. De lage individuele biomassa in station 67 (0.250 µg dwt) waar een soortgelijke gemeenschap aanwezig is als in station 65, is dan ook niet in overeenstemming met de verwachtingen.

Herman et al. (1985) vinden gemiddeld zwaardere individuen tijdens de winter in vergelijking tot de zomer. Juario (1975) stelde geen seizoensgebonden fluctuaties vast in de gemiddelde biomassa per individu.

#### 9.2.1.2. Correlaties met de abiotische omgevingsfactoren

Remane (1933) suggereerde een eenvoudige relatie tussen de lichaamslengte van meiobenthische organismen en de structuur van hun respectievelijk habitat. Daar waar in sublittoraal zand vooral kleine, interstitieel levende individuen aanwezig zijn, worden slibrijke substraten gekenmerkt door de aanwezigheid van gravende vormen, waarvan de lichaamslengte minder gebonden is aan de poriëngrootte. Ook latere studies bevestigden dat vanaf een slibfractie van 7 tot 20 % en een mediane korrelgrootte kleiner dan 120 µm de ruimte tussen de sedimentpartikels wordt opgevuld (Crisp en Williams, 1971) en de typisch interstitiele fauna wordt vervangen door grotere gravende soorten (Wieser, 1959; 1960). Volgens Swedmark (1964) is de interstitiële ruimte welke bepaald wordt door de korrelgroottedistributie dan ook één van de belangrijkste ecologische factoren voor de structuur van meiobenthische gemeenschappen.

Naast de mediane korrelgrootte en de slibfractie zou ook de sortering van het sediment een belangrijke impact hebben op de lengtedistributie van soorten (Wieser, 1960). Volgens McIntyre en Murison (1973) zijn de optimale condities voor de ontwikkeling van een interstitiële fauna, naast een mediane korrel van 230 µm, een goed gesorteerd sediment. Bij slechte sortering zijn de interstitiën tussen de partikels opgevuld door fijner materiaal.



Warwick (1971) vindt een positieve correlatie tussen de lichaamslengte van nematoden en de mediane korrelgrootte in zandige sedimenten, terwijl deze correlatie minder uitgesproken is voor typische slibsoorten. Ward (1975), daarentegen, vindt geen verband tussen de gemiddelde nematodenlengte en de mediane korrelgrootte of de sortering van het sediment.

In de Voordelta, waar het sediment uitsluitend bestaat uit goed tot zeer goed gesorteerd, fijn tot medium zand en een echte slibgemeenschap ontbreekt, zijn de zwaarste en dus ook de grootste soorten gecorreleerd met de minst gesorteerde, mediumzandige substraten, terwijl in de zeer goed gesorteerde fijnzandstations de gemiddelde individuele biomassa veel kleiner is. Met andere woorden de hypothese dat binnen de slibarme zandstations de gemiddelde grootte van de individuen positief gecorreleerd is met de poriëngrootte (en dus ook de mediane korrelgrootte) wordt ondersteund door onze resultaten. Alle stations waar de individuele biomassa kleiner is dan  $0.400 \mu\text{g dwt}$ , zijn gekenmerkt door een fijnzandig sediment ( $0.14 - 0.28 \text{ mm}$ ), terwijl bij een grover sediment ( $> 0.28 \text{ mm}$ ) de individuele biomassa steeds groter is dan  $0.500 \mu\text{g}$ .

Wat de fijnzandige stations betreft, zijn onze resultaten in overeenstemming met de literatuurgegevens. In de zandige stations van de Belgische kustzone (Herman et al., 1985) wordt een gemiddelde individuele biomassa van  $0.320 \mu\text{g dwt}$  gevonden, terwijl in slibrijk zand het drooggewicht van een individu gemiddeld  $0.295 \mu\text{g}$  bedraagt. In slib is de gemiddelde individuele biomassa, in tegenstelling tot eerder gestelde verwachtingen, kleiner ( $0.245 \mu\text{g}$ ) dan in zand. In een detritusrijk zandstation ter hoogte van de Northumberland kust bedraagt de individuele biomassa gemiddeld  $0.448 \mu\text{g dwt}$  (Warwick en Buchanan, 1971). En in een zeer fijn zandstation ter hoogte van de Duitse Bocht (Juario, 1975) bedraagt het gemiddeld drooggewicht per individu  $0.16 \mu\text{g}$ . De soms zeer hoge individuele biomassawaarden (tot  $2.4 \mu\text{g}$ ) in de mediumzandige sedimenten van de Voordelta, zijn niet onmiddellijk vergelijkbaar met de gegevens afkomstig uit andere studies.

Naast de stelling dat de gemiddelde lichaamsgrootte en de vorm van de nematoden het resultaat is van morfologische adaptaties aan de fysische eigenschappen van de interstitiële ruimte, zijn recent ook meer fysiologisch gefundeerde hypothesen geformuleerd omtrent de relatie tussen de lichaamsvorm en de eigenschappen van het habitat.



Zo wordt, op basis van de vaststelling dat nematoden gemiddeld drie maal kleiner zijn in de bovenste centimeter van een zandige bodem in vergelijking tot de individuen aanwezig in de volgende 8 cm, gesuggereerd dat de lengte/breedte ratio van thiobiotische soorten significant groter is dan die van oxybiotische soorten (Jensen, 1987b). Op basis van een studie van het meiobenthos over het verloop van een sulfidegradiënt in de golf van New Mexico, werd reeds gesuggereerd dat de grotere oppervlakte/volume-ratio in thiobiotische soorten een noodzakelijke aanpassing is in functie van de epidermale opname van opgelost organisch materiaal als bijkomende voedselbron, en van de minimaal vereiste zuurstofopname in dergelijke zuurstofarme biotopen (Jensen, 1986).

Jensen (1987b) besluit echter met de bedenking dat de aanwezigheid van dense microbiële gemeenschappen in sulfiderijke biotopen de constitutie van het sediment kan wijzigen, zodat oxy- en thiobiotische habitaten toch nog onderling verschillen op basis van hun fysische eigenschappen.

Het testen van deze hypothese valt buiten de mogelijkheden van deze studie ondermeer aangezien geen horizontale of verticale sulfidegradiënten werden bepaald. Wel blijkt dat in de Voordelta naast de sedimentsamenstelling nog andere factoren gecorreleerd zijn met de individuele biomassa. Zo zijn alle stations, waar de gemiddelde biomassa per individu meer dan 0.500 µg bedraagt, gelegen in de Ooster- of de Westerscheldemonding. Op station 45 na, dat zich op de rand van een ondiepe plaat bevindt, gaat het hierbij steeds om diepere stations, die verder gekenmerkt zijn (ook station 45) door een onstabiele sediment-samenstelling (S.D. sortering > 0.13 en/of S.D. slibfractie > 50 % van gemiddelde) en een laag chlorofyl a-gehalte (< 90 µg per l). De kleinste biomassawaarden (< 0.400 µg) zijn meestal geassocieerd met relatief stabiele substraten.

Het mogelijke verband tussen de aanwezigheid van gemiddeld zwaardere individuen in de stations 46 en 55 (TWIN 4b) als gevolg van de dominantie van de Oncholaimidae en/of de Comesomatidae, en het lage chlorofyl a-gehalte (< 0.65 µg per l) in deze stations werd reeds bediscussieerd in Hoofdstuk 7. Beide families, met vooral conservatieve, traag groeiende en relatief zware soorten, zouden bevoordeeld zijn in voedselarme biotopen aangezien ze gemakkelijker langere hongerperiodes kunnen overleven, dit in tegenstelling tot kleinere, meestal opportunistische soorten die vooral domineren in voedselrijke biotopen (Schiemer, 1987; Pearson en Rosenberg, 1978).



In de stations 43, 45 en 65 zijn echter zowel opportunistische soorten, zoals *Dichromadora hyalocheile*, *Daptonema tenuispiculum* en *Stephanolaimus elegans*, als conservatieve soorten, waaronder *Sabatieria punctata*, dominant. Beide typen zijn wel vertegenwoordigd door relatief zware soorten. Een mogelijke verklaring voor de hogere individuele biomassa in deze stations, is de interactie tussen enerzijds het mediumzandig substraat en de grote hydrodynamische stress, waardoor de kans op uitspoeling relatief groter wordt voor kleinere organismen, en anderzijds het gelimiteerde voedselaanbod zodat ook hier een maximalisatie van de biomassa meer kans op overleving biedt. Bovendien kan verondersteld worden dat voor een bepaald voedingstype (vb. epistratumeters) vooral grote soorten (vb. *Dichromadora hyalocheile*) bevoordeeld zijn in voedselarme (laag chlorofyl a-gehalte) omstandigheden, omdat hun voedselselectie minder beperkt wordt door de voedselpartikelgrootte dan in het geval van kleinere soorten (relatieve grootte van de mondholte - partikelgrootte): de voedselpartikels waarmee grotere organismen zich voeden zijn meestal onbruikbaar voor kleinere organismen, terwijl grotere soorten wel kleine partikels kunnen opnemen (cfr size efficiency hypothesis van Wilson, 1975 en Hall et al., 1976).

#### 9.2.2. Biomassaspectra

Niettegenstaande bij de studie van de nematodengemeenschappen van de Liverpool Bay geen duidelijk verband werd gevonden tussen de gemiddelde individuele nematodenlengte en de sedimentsamenstelling, stelde Ward (1975) vast dat de standaardafwijking van de individuele biomassa verkleint en de relatieve abundantie van de modale lengteklasse vergroot, naarmate de sortering van het substraat en de respectievelijke slibfractie toenemen. Dit wil zeggen dat meer individuen tot een optimale lengteklasse behoren naarmate het sediment homogener wordt.

Ook Warwick (1984) vindt dat de vorm van de respectievelijke biomassaspectra (zij het dat de relatieve abundantie van het aantal soorten in plaats van het aantal individuen werd beschouwd) verandert in functie van de sedimentsamenstelling. Zo is bij een mediane korrel van 0.27 mm de biomassarange van de koloniserende nematodensoorten veel breder dan bij een mediane korrel van 0.179 mm, waar de maximale lichaamsgrootte van de soorten beperkt wordt door een afname van de interstitiële ruimten. Vanaf een mediane korrel van 0.100 mm worden de



nog resterende interstitiën gekoloniseerd door kleine soorten, terwijl daarnaast ook reeds gravende soorten aanwezig zijn, met als gevolg dat de respectievelijke biomassaspectra worden gekenmerkt door een lichte bimodaliteit.

		najaar '85 (n = 20)	
		$r_s$	p
modus -	Md.(mm)	0.730	0.001
	diepte	0.430	0.029
aantal klassen -	Md.(mm)	-0.406	0.038
	slib %	0.450	0.023

Tabel 9.13.: Significante ( $p \leq 0.05$ ) Spearman rank-correlatie coëfficiënten ( $r_s$ ) tussen de modale klasse en het aantal klassen van de biomassaspectra, en de abiotische omgevingsfactoren ( $n = 20$ ;  $p =$  significantie).

In de Voordelta is naast de modale biomassaklasse en de gemiddelde individuele biomassa, ook het aantal klassen, waarover de individuen verdeeld zijn, gecorreleerd met de mediane korrelgrootte (Tabel 9.13.). Verder vertoont laatstgenoemde parameter nog een correlatie met de slibfractie. Dus de individuen zijn over meer biomassaklassen gespreid bij een grotere slibfractie en een fijner sediment (Fig.9.2a,b,c,f en i).

Een twinspan, waardoor de stations gegroepeerd worden aan de hand van de verdeling van de individuen over de verschillende biomassaklassen, bevestigt deze trend. De meest fijnzandige, slibrijke en tevens meest stabiele stations (TWIN B1 en B2) onderscheiden zich (Tabel 9.14.) door een lagere modale klasse ( $< 6.5 \mu\text{g wwt ln}$ ), vertegenwoordigd door een kleiner percentage aan individuen ( $< 15\%$ ), en door een lagere gemiddelde individuele biomassa ( $< 6.21 \mu\text{g wwt ln}$ ) waarbij de individuen gespreid zijn over meer klassen (17 tot 23), in vergelijking tot de overige stations (TWIN A1 en A2). Dus de hypothese van Ward (1975) dat de lengte- en biomassarange daalt en de spreiding over de verschillende klassen vermindert naarmate het substraat homogener is, wordt niet ondersteund door onze resultaten. De grotere biomassadiversiteit in slibrijke, fijnzandige stations, ten opzichte van de slibarme stations, wordt echter ook niet onmiddellijk verklaard door de afwezigheid van



twingroep	modale klasse	gem.Ind.biom. (ln)	% mod.kl.	aantal klassen
TWIN A1	6.25 - 7.25 (6.70)	6.25 - 6.81 (6.54)	11 - 32 (17.6)	8 - 21 (16)
TWIN A2	7.50 - 8.00 (7.75)	6.90 - 7.12 (7.04)	17 - 23 (20.2)	17
TWIN B1	5.00 - 5.50 (5.16)	5.56 - 6.06 (5.80)	12 - 15 (13.8)	18 - 23 (20.5)
TWIN B2	5.25 - 6.50 (5.60)	6.00 - 6.21 (6.14)	10 - 15 (12.6)	17 - 18 (17.5)

Tabel 9.14.: Minimum - maximum en gemiddelde ( ) per twingroep, van de modale klasse, de gemiddelde individuele biomassa (in ln µg wwt), het percentage van de modale klasse en het aantal klassen waarover de biomassaspectra verdeeld zijn.

gravende soorten in dit laatste sedimentstype. Vooral de kleinere soorten ontbreken, dit in tegenstelling tot slibrijkere sedimenten. Wel gaat een bredere individuele biomassarange meestal gepaard met een grotere soortendiversiteit, zeer hoge densiteiten, en een lager percentage predatoren/omnivoren. Mogelijkerwijs is de toename van de biomassarange ook rechtstreeks gecorreleerd met de hogere soortendiversiteit en densiteit. Uit voorafgaande hoofdstukken is reeds de correlatie van deze gemeenschapsparementers met o.a. het voedselaanbod en de hydrodynamiek gebleken.

Recent wordt door verscheidene auteurs de functionele en evolutieve betekenis van de lengte- en gewichtsdistibutie van benthische gemeenschappen bediscussieerd (Schwinghamer 1981; 1983; Warwick, 1984; Gerlach et al., 1985; Warwick et al., 1986b). Zo zouden zowel macro- als meiobenthische gemeenschappen gekenmerkt zijn door steeds dezelfde lognormale distibutie van de relatieve abundantie van de soorten over de biomassa, waarbij de optimale biomassa van de meiobenthische soorten ongeveer 0.64 µg dwt, en die van het macrobenthos ongeveer 3.2 mg bedraagt. Het aantal soorten met een biomassa van ongeveer 45 µg is steeds minimaal. De optimale biomassaklassen en de vorm van de distibutie zouden slechts wijzigen onder invloed van abiotische factoren, zoals sedimentsamenstelling (zie boven) en diepte.

Aanvankelijk werd als meest waarschijnlijke verklaring voor dit conservatief distibutiepatroon gesuggereerd dat voor elk van beide benthische groepen, als gevolg van hun gescheiden evolutieve ontwikke-



ling, een specifieke lichaamsgrootte bestaat waarvoor de ontwikkelings- en voedingsstrategie optimaal zijn (Warwick, 1984). Deze strategieën zouden wijzigen rond een lichaamsgewicht van 45 µg. In een latere studie (Warwick et al., 1986b) werd deze hypothese herzien wanneer bleek dat het biomassa-optimum van pelagische invertebraten zich rond 45 µg situeerde. Competitieve interacties tussen macrobenthische larven en holoplanktonische organismen, en de invloed van pelagische gemeenschappen op de aard van het benthisch voedselaanbod werden als potentieel belangrijke structurerende factoren beschouwd.

### 9.2.3. Totale biomassa per oppervlakte-eenheid

De totale biomassa - welke bepaald werd aan de hand van de gemiddelde biomassa per individu en de densiteit per oppervlakte-eenheid - is significant gecorreleerd met de individuele biomassa en de densiteit. Als gevolg hiervan worden voor beide parameters ook dezelfde correlaties met de abiotische omgevingsfactoren gevonden. Ook de drie groepen gevormd op basis van de biomassa per oppervlakte-eenheid (Tabel 9.10.) komen *grosso modo* overeen met de respectievelijke densiteitsgroepen (zie

auteur	geografische ligging	sediment	biomassa (mg dwt /10 cm <sup>2</sup> )
McIntyre, 1964	N. Noordzee	slib	0.7 - 0.8
	W.Schotland kust	slib	0.7 - 1.6
Guille en Soyer, 1968	Middelandse zee	slib	0.1 - 0.8
Stripp, 1969	Duitse Bocht (N.zee)	slib	0.8 - 3.1
Warwick en Buchanan, 1970		slib	0.3 - 0.7
Soyer, 1971	Middelandse zee	slib	1.0 - 1.4
Boucher, 1972	Middelandse zee	slib	3.8
Juário, 1975	Duitse Bocht (N.zee)	zeer fijn zand slibrijk	0.6 - 1.3
Nichols, 1980	Oost Pacific (Peru)	zand	0.1 - 1.0

Tabel 9.15.: Totale biomassa per oppervlakte-eenheid van ondiepe sublittorale mariene gebieden (naar Heip et al., 1985).



Hoofdstuk 4). Voor een bespreking van de correlaties met de abiotische omgeving wordt dan ook verwezen naar de discussie van dit hoofdstuk.

De totale biomassa per oppervlakte-eenheid komt overeen met die van andere studiegebieden met een vergelijkbare sedimentsamenstelling (zie Tabel 9.15., naar Heip et al., 1985). In zuiver slib varieert de biomassa meestal tussen 0.7 en 3.8 mg dwt per  $10 \text{ cm}^2$  (zie Tabel 9.15.). Juario (1975) vindt in slibrijk fijn zand van de Duitse Bocht een biomassa van 0.6 tot 1.3 mg/  $10 \text{ cm}^2$  wat vergelijkbaar is met de biomassawaarden in de relatief slibrijke fijn-zandstations van groep 1. In zuiver zand en slibrijk zand ter hoogte van de Belgische kust (Herman et al., 1985) bedraagt de totale biomassa respectievelijk 0.25 en 0.42 mg/  $10 \text{ cm}^2$ , wat overeenstemt met de resultaten van deze studie voor groep 2 en 3.







## 10. PRODUCTIE

### 10.1. Inleiding

De productie van een populatie over een bepaald tijdsverloop is de som van de groeitoename van alle individuen. Er bestaat geen methode voor de directe productieschatting van nematodengemeenschappen. In eerste instantie is de directe meting in sublittorale gebieden praktisch zeer moeilijk; een tweede belangrijke limiterende factor is het feit dat vele nematodensoorten gans het jaar asynchroon reproduceren. De meeste productieschattingen zijn tot nu toe gebeurd aan de hand van biomassa- (Gerlach, 1971) of respiratiedata (McNeil en Lawton, 1970; Warwick en Price, 1979). Gerlach (1971) komt, op basis van een turn-over van gemiddeld drie nakomelingen per generatie en drie generaties per jaar, tot een productie die negen maal de gemiddelde biomassa per oppervlakte-eenheid bedraagt. Warwick en Price (1979) vinden op basis van empirische productie/respiratie-relaties en directe respiratiemetingen een productie/biomassa-ratio (P/B) van 8.7.

Niettegenstaande respiratiemetingen (Warwick en Price, 1979) en de ruime extrapolaties van Gerlach (1971) gelijkaardige resultaten opleveren, zou een P/B-ratio van negen nog steeds een significante onderschatting betekenen (Heip et al., 1985). Deze kritiek is ondermeer gebaseerd op het feit dat de levenscyclus van nematoden sterk varieert naargelang de soort, waardoor het gebruik van één enkele P/B-waarde niet geoorloofd zou zijn. Vranken et al. (1986) tonen door middel van laboratoriumexperimenten aan dat de P/B-ratio van nematoden veel groter dan negen kan zijn. Zo wordt voor verschillende bacteriëneters (o.a. *Monhystera disjuncta* (Vranken en Heip, 1986a) een P/B-ratio van 60 en groter gevonden. Meer betrouwbare schattingen zouden worden bekomen door middel van een regressievergelijking op basis van de relatie tussen de minimale generatietijd ( $T_{min}$ ), de gemiddelde maandtemperatuur ( $t$ ) en het gewicht van adulte wijfjes ( $W$ ) (Vranken et al., 1986) :

$$\log T_{min} = 2.202 - 0.0461 t + 0.627 \log W$$

Met een biomassa turn-over van drie nakomelingen per generatie, wat een betrouwbare waarde zou zijn (Heip et al., 1985) wordt de P/B-ratio per maand berekend als  $1/T_{min} \times D \times 3$  ( $D$  = aantal dagen in de maand). Deze productieschatting is niet alleen temperatuursafhankelijk, maar wordt



st	A	B	C
1	96.5	14.6	12.7
3	51.5	7.8	12.9
11	10.7	1.6	11.0
18	13.7	2.1	20.1
24	14.7	2.2	14.2
25	12.5	1.9	42.4
26	146.3	22.2	16.8
28	2.8	0.4	9.2
31	3.0	0.4	7.3
32	50.5	7.6	12.1
37	2.4	0.4	6.8
39	6.4	1.0	16.2
43	4.4	0.7	9.6
45	3.2	0.5	7.7
46	17.6	2.6	14.4
54	3.5	0.5	4.5
55	52.6	7.9	5.7
63	3.7	0.6	8.2
65	3.8	0.6	4.3
67	8.5	1.3	5.3

Tabel 10.1.: Jaarlijks productie per oppervlakte-eenheid

(A : in g wwt /m<sup>2</sup>; B : in g dwt/m<sup>2</sup>)

en productie/biomassa-ratio per station (C).

	r <sub>s</sub>	p
productie - Md (ø)	-0.482	0.016
slib %	0.608	0.002
Chl a	-0.383	0.048
P/B - sortering	-0.452	0.023
Md (ø)	-0.548	0.006
grint %	-0.427	0.030

Tabel 10.2.: Significante (p ≤ 0.05) Spearman rank-correlatie-

coëfficiënten (r<sub>s</sub>) tussen de jaarlijkse productie

per oppervlakte-eenheid en de P/B-ratio, en de abiotische

omgevingsfactoren (sediment en waterkwaliteit).



tevens sterk beïnvloed door het biomassaspectrum van de bestudeerde populatie. De auteurs wijzen wel op twee belangrijke extrapolaties die worden gehanteerd bij bovenstaande productieschatting. Ten eerste worden laboratoriumgegevens gebruikt voor schattingen van ontwikkelingssnelheden in het veld; en ten tweede worden data afkomstig van enkele soorten, die meestal opportunistisch zijn, geëxtrapoléerd naar alle soorten van een gemeenschap.

Voor de Voordelta zijn productieschattingen uitgevoerd aan de hand van bovenstaande regressievergelijking voor respectievelijk de voor- en de najaarscampagne van '85. De watertemperatuur bedroeg gemiddelde 6 °C tijdens de maanden maart tot mei, en 16 °C tijdens september. Door voor beide gevallen (voor- en najaar) de maandelijkse waarden te extrapoleren naar halfjaarlijkse waarden, werd een schatting voor de productie van het jaar 1985 bekomen.

## 10.2. Resultaten

De grootste productie wordt gevonden (Tabel 10.1. en Fig.10.1.) in station 26 ter hoogte van de Grevelingengeul (22.2 g dwt/m<sup>2</sup>/ jaar), gevolgd door station 1 (14.6 g dwt/m<sup>2</sup>/ jaar). Station 3 vertoont ook een hoge productie (7.8 g dwt/m<sup>2</sup>/ jaar). Gelijkaardige waarden worden gevonden in de zeewaartse uitloper (stations 55 en 32) van de Oosterscheldegeul (resp. 7.9 en 7.65 g dwt/m<sup>2</sup>/ jaar). In de overige stations is de jaarlijkse productie steeds kleiner dan 2.65 g dwt/m<sup>2</sup>. De kleinste productie wordt aangetroffen op de Vlake van de Raan (stations 54 en 63), in de Westerscheldegeul (stations 65 en 67), de Oosterscheldegeul (station 43) en de nabije ondiepe platen (stations 28, 31, 37, 39, 45). Ten noorden van de Grevelingen (stations 11, 18, 24, 25) wordt een jaarlijkse productie van rond de 2 g dwt per m<sup>2</sup> gevonden.

De hoogste P/B-ratio (42.4) wordt gevonden in station 25 (Fig.10.2.). In de stations 18, 26 en 39 is de P/B-ratio ook nog relatief hoog en bedraagt respectievelijk 20, 17 en 16. In de overige stations varieert de P/B-ratio tussen 4 en 14. De laagste ratio's (< 6) worden gevonden in de stations 54, 55, 65 en 67.

Er wordt een hoog significante correlatie gevonden tussen het gemiddelde percentage slib en de jaarlijkse productie per oppervlakte-eenheid (Tabel 10.2.). Er bestaat een laag significante



negatieve correlatie tussen de mediane korrelgrootte en de productie. De P/B-ratio is hoog significant gecorreleerd met de mediane korrelgrootte (Tabel 10.2.). De grootste productie wordt gevonden in de fijnste sedimenten met het grootste percentage slib. De grootste P/B-ratio is geassocieerd met de meest fijnzandige sedimenten, onafhankelijk van het percentage slib.

### 10.3. Discussie

Voor de Belgische kust (Herman et al., 1985) werden productieschattingen uitgevoerd op basis van respiratiedata (Warwick en Price, 1979) van de vier voedingstypes. In de kuststations werd een gemiddelde productie van 2.92 g dwt per m<sup>2</sup> en per jaar gevonden. Ter hoogte van de Kwintebank bedraagt de jaarlijkse productie 1.31 g dwt per m<sup>2</sup>.

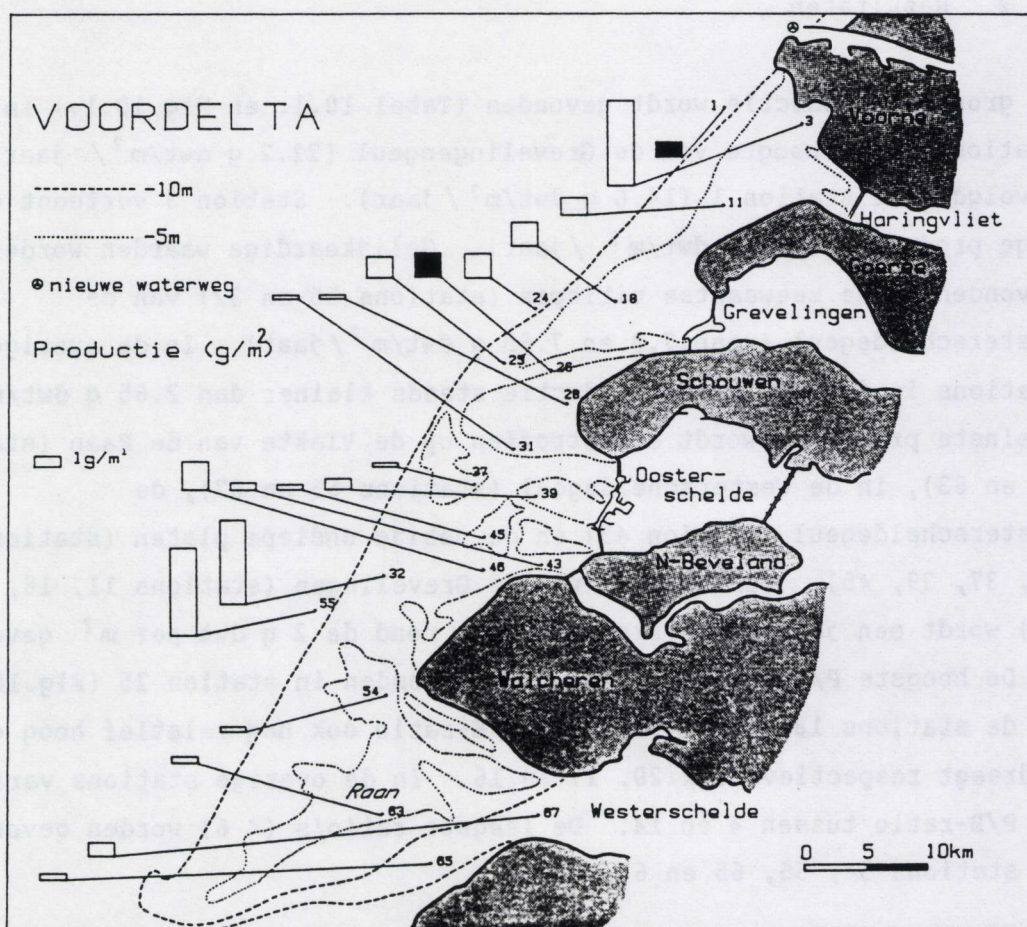


Fig.10.1.: Jaarlijkse productie ('85) (in g/m<sup>2</sup>) in de Voordelta per station.  
 (volle staven geven de gemeten waarde x 10<sup>-1</sup>)



In een gepollueerd Noordzeestation (Vincx, in druk), gekarakteriseerd door een lage diversiteit, met als dominante soorten *Sabatieria punctata* (84.5%) en *Daptonema tenuispiculum* (8.4 %) en een gemiddelde biomassa van 1.10 g wwt per m<sup>2</sup>, werd (d.m.v. bovenstaande regressievergelijking) een jaarlijkse productie van 3.3 g dwt per m<sup>2</sup> gevonden (P/B = 20). Een 'Aufwuchsgemeenschap' in de Sargasso zee (Kito, 1982), gekarakteriseerd door grote seizoenale schommelingen en een gemiddelde biomassa van 157 mg wwt per m<sup>2</sup>, levert een jaarlijkse productie van 1.371 g dwt per m<sup>2</sup> (P/B = 58) (Vranken et al., 1986). Ter vergelijking bedraagt de jaarlijkse productie in de Voordelta gemiddeld 4 g dwt per m<sup>2</sup> met een maximum van 22.2 g dwt per m<sup>2</sup>.

Tenslotte merken we op dat met uitzondering van station 25, waar een hoge P/B-ratio wordt gevonden (42.5), de P/B-ratio in de Voordelta, varieert tussen 4.27 en 20 met een gemiddelde van 10. Deze waarde stemt goed overeen met de P/B waarde vooropgesteld door Gerlach, (1971) en Warwick en Price (1979) (resp. 9 en 8.7).

De productie (= reproductie, lichaamsgroei en opstapeling van reservemateriaal) is niet alleen soortafhankelijk, maar wordt tevens bepaald door externe factoren, waaronder temperatuur (Zaika en Makarova, 1979), saliniteit (Warwick, 1981b) en voedselaanbod (Schiemer, 1985). Schiemer (1985) stelde bij twee soorten (*Caenorhabditis briggsae* en *Plectus palustris*) vast dat de productie volgens een hyperbolische saturatiecurve toeneemt in relatie tot het voedselaanbod (bacteriële biomassa). Bovendien zou bij een voedselaanbod, dat de onderhoudskosten van een soort niet dekt, het metabolisme van deze soort reeds na enkele dagen sterk gereduceerd zijn. Volgens Heip et al., (1985) is de bacteriële productie in ondiepe sublittorale habitaten meestal voldoende groot zodat de productie in deze zone niet voedselgelimiteerd is. In de Belgische kustzone wordt echter een hogere productie gevonden ter hoogte van Oostende dan ter hoogte van Zeebrugge, niettegenstaande het organisch koolstofgehalte groter is in dit laatste station. Heip et al. (1984) suggereren in dit verband dat het effect van pollutie een mogelijke limiterende factor is.

In de Voordelta is de productie, met uitzondering van de Westerschelde, het hoogst in de meest slibrijke en organisch verrijkte stations (namelijk de stations 1, 3, 26 en 32; zie Fig.10.1. en 10.3.). Alhoewel minder slibrijk wordt er toch nog een hoge productie gevonden in station 55, dat gekenmerkt is door de aanwezigheid van een groot aantal



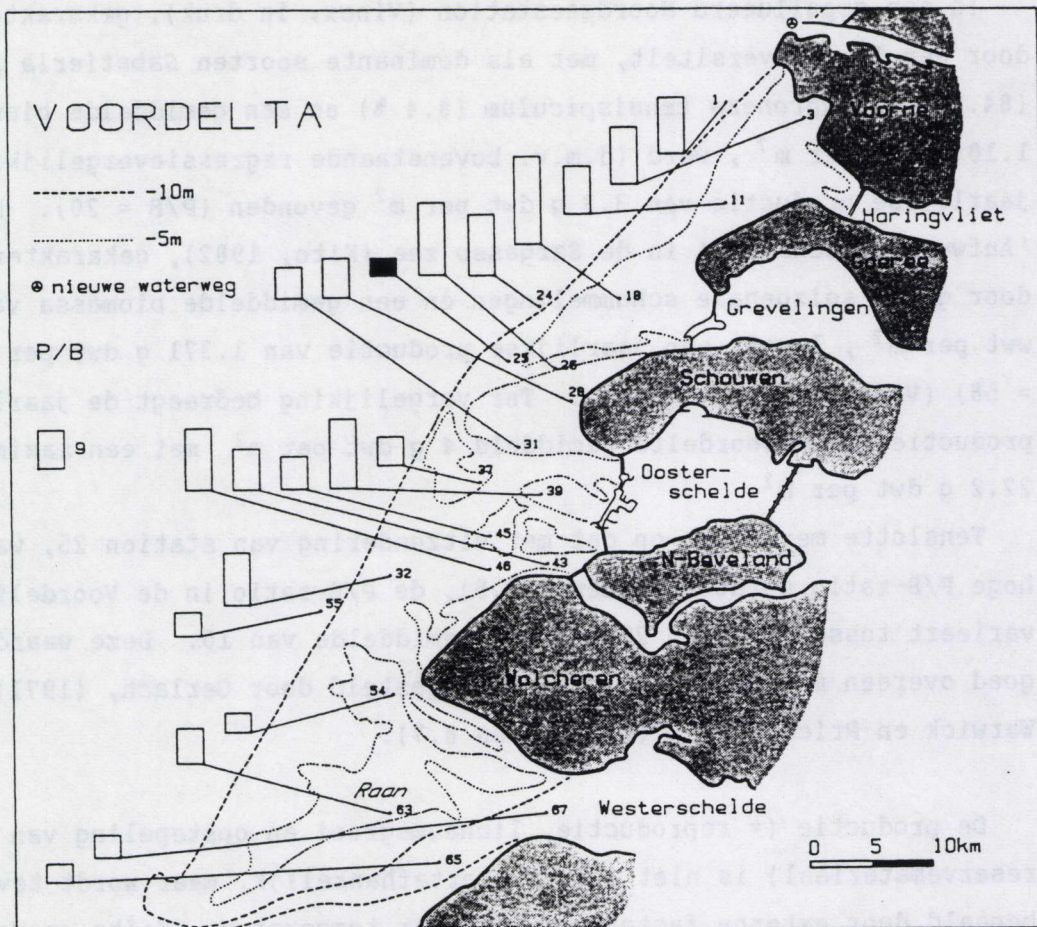


Fig.10.2.: Productie/Biomassa ratio ('85) in de Voordelta per station.  
 (volle staven geven de gemeten waarde  $\times 10^{-1}$ )

conservatieve soorten (mogelijk als gevolg van het beperkt voedselaanbod (laag chlorofyl a-gehalte) en de onstabiliteit van het milieu). De P/B-ratio van dit station is bijgevolg klein (5.7). De hoogste P/B-ratio is met uitzondering van de Grevelingenmonding (station 26) niet geassocieerd met de meest organisch verrijkte stations (Fig.10.2 en 10.3). Wel zijn vooral stabiele habitats gekenmerkt door hoge ratio's (stations 25, 18, 39 en 26), terwijl de mechanisch en chemisch meest verstoorde stations de laagste P/B-ratio's bezitten (stations 55, 65 en 67 : in de monding van de Ooster- en de Westerscheldegeul).

De stabiliteit van het milieu is waarschijnlijk de belangrijkste factor die de productie per biomassa van de respectievelijke gemeenschappen in de Voordelta bepaald. De productie per biomassa neemt af naarmate de verstoring van het milieu (vb. hydrodynamiek en pollutie) toeneemt.



Door hun hoge densiteiten en hun snelle turn-over (in vergelijking tot het macrobenthos) zijn nematoden zeer belangrijk voor de energieflex en de nutriëntenrecyclage in benthische ecosystemen. De functionele betekenis van de activiteit van nematoden in de bodem (grazing, excretie van metabolische afvalproducten en bioturbatie, waardoor de gas- en nutriëntenuitwisseling aan het sediment-wateroppervlak wordt bevorderd) is reeds duidelijk aangetoond (Gerlach, 1978; Tietjen, 1980b; Findlay en Tenore, 1982; Schiemer, 1987).

Hun belang als voedselbron is echter minder duidelijk (Platt en Warwick, 1980). Oorspronkelijk beschouwd als een trofisch eindpunt, bestaat er recent steeds meer evidentie over de consumptie van nematoden. De predatie op nematoden is echter moeilijk te interpreteren tengevolge

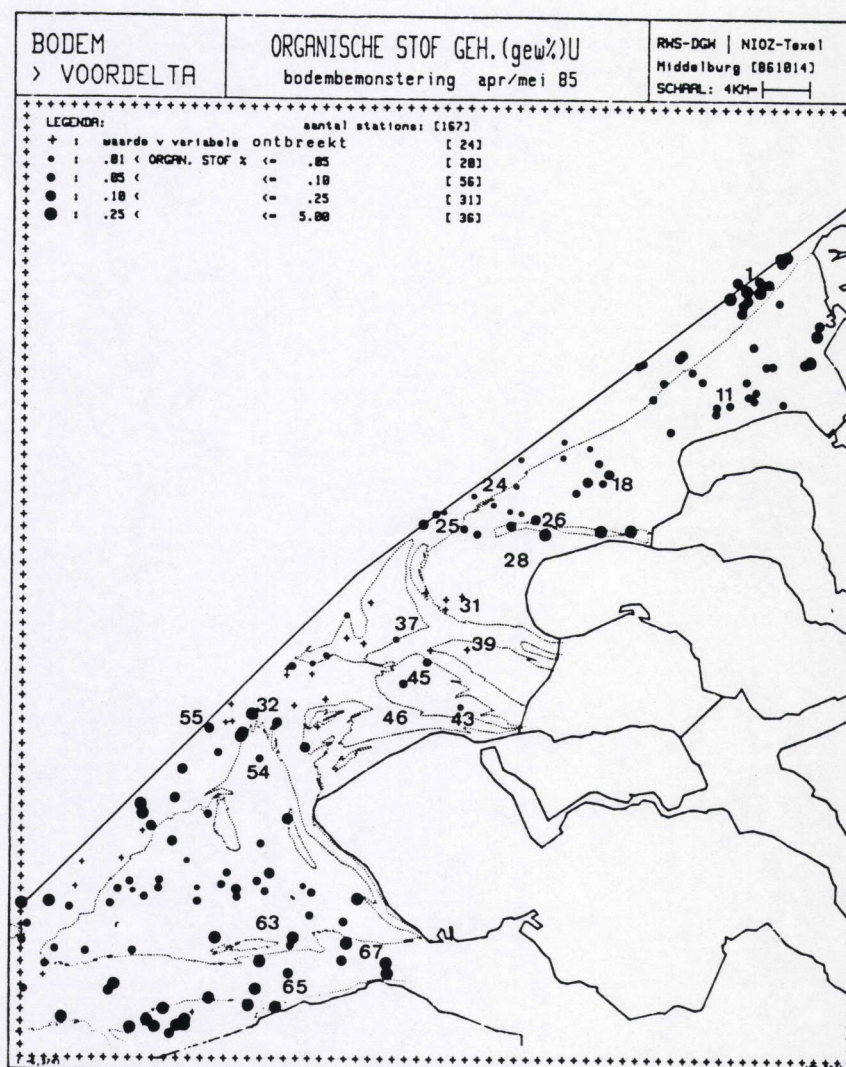
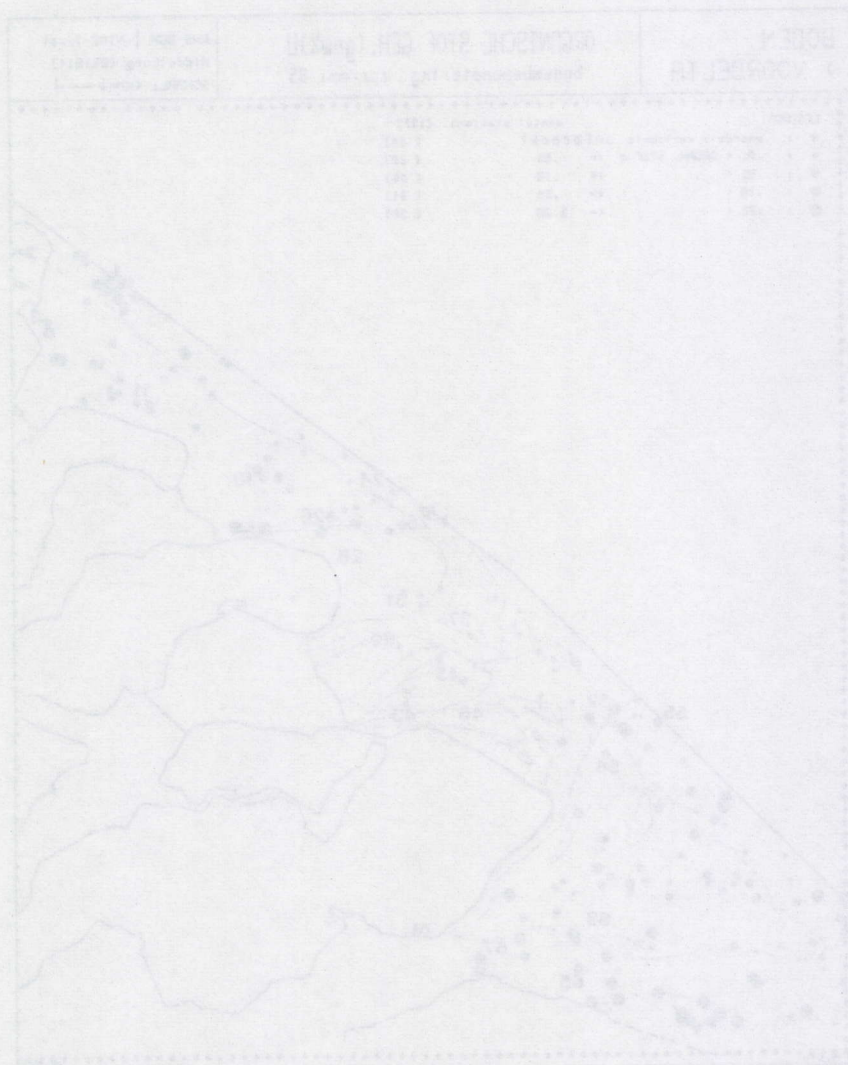


Fig.10.3.: Organisch stofgehalte (gewichts %) in de Voordelta tijdens het voorjaar '85 (naar Seip en Brand, 1987), met aanduiding van de 20 stations van deze studie.



van seizoenale en jaarlijkse fluctuaties in de nematodengemeenschappen (Dayton, 1984). Experimentele opstellingen (Bell en Coull, 1978; Federle et al., 1983; Hofsten et al., 1983) en maaganalysen van mogelijke predatoren (mondelinge mededeling O. Hamerlynck) tonen aan dat nematoden wel degelijk geconsumeerd worden door verscheidene taxa (o.a. macrobenthos en bodemvissen). Wat hun energetische bijdrage is als voedselbron is echter nog niet duidelijk.





## **DEEL IV : Pollutie**



## 11. POLLUTIE

### 11.1. Inleiding

#### 11.1.1. Vervuiling van de Noordzee

De Noordzee is omgeven door landen met een grote industriële activiteit, wat maakt dat ze ook één van de meest vervuilde zeeën ter wereld is (Sperling, 1986). Langs verscheidene directe en indirecte wegen worden continu onnatuurlijke afvalstoffen, die in mindere of meerdere mate schadelijk zijn voor het marien milieu, aangevoerd. Men is lang van oordeel geweest dat deze enorme watermassa een onuitputtelijke capaciteit had om afvalstoffen te verdunnen of te oxideren. De dispersie in de zee is echter niet perfect en dikwijls worden afvalstoffen onder invloed van biologische en fysische processen plaatselijk geconcentreerd (O'sullivan, 1971).

De grootste input van onnatuurlijke afvalproducten in de Noordzee gebeurt via riviermondingen (O'sullivan, 1971; Sperling, 1986). Doordat een belangrijk deel van de industrie en de steden zijn ingeplant langs de grote rivieren, worden zowel industriële als huishoudelijke afvalstoffen tot diep vanuit het binnenland aangevoerd. Daarnaast worden hoge concentraties van industriële afval vanop schepen en platformen of via smeerpijpen in zee gedumpt (Sperling, 1986). Andere wegen waarlangs afvalstoffen in zee terecht komen zijn : via de neerslag, door uitloging uit de bodem (o.a. van pesticiden), door afvalverbranding op zee, of door het accidenteel vrijkomen van toxische stoffen (Eisma, 1981; McIntyre, 1988).

Naast de oorsprong, verschilt ook de aard van de afvalstoffen. Organisch materiaal, een natuurlijk eindproduct van de primaire productie en een belangrijke schakel in de voedselketen, veroorzaakt eutrofiëring bij overmatige artificiële accumulatie (bijvoorbeeld via de riolering of via industriële lozingen van organische chemicaliën). Dit gaat meestal gepaard met een verschuiving van de redoxlaag naar de oppervlakte toe, wat in extreme gevallen leidt tot volledig anaerobe omstandigheden en de vorming van waterstofsulfide (Gray, 1981; Gee et al., 1985). Verder wordt de zuurstoftoevoer naar de onderliggende substraten verhinderd door de bezinking van inerte organische partikels of fijn organisch slib (O'sullivan, 1971). Ook nutriënten zoals fosfaten en nitraten, natuurlijke bronnen voor de primaire productie, verstoren het ecologisch



evenwicht in geval van een onnatuurlijk hoge toevoer (O'sullivan, 1971; McIntyre en Johnston, 1974).

Petroleumderivaten hebben zowel fysisch als chemisch een impact op het interstitiële milieu van zandige substraten. Bij het aanspoelen van olie wordt het strand bedekt door een min of meer ondoorlaatbare laag, waardoor nutriënten- en zuurstoftoevoer worden bemoeilijkt en organische koolwaterstoffen (die slechts natuurlijk worden afgebroken indien er voldoende zuurstof aanwezig is) accumuleren. Bovendien zijn bepaalde aromatische en aliphatische koolwaterstofverbindingen toxisch (Giere, 1979).

Verder zijn ook nog verscheidene anorganische stoffen, zoals verbindingen met zware metalen en zuren, en radioactieve afvalproducten in bepaalde concentraties sublethaal tot lethaal voor mariene organismen (Gray, 1976; Giere, 1979; Rutgers van der Loeff en Lavaleye, 1986; Spaans, 1987). Radioactief materiaal wordt geïncorporeerd in mariene sedimenten en kan via de detrituseters in de voedselketen terechtkomen (Rutgers van der Loeff en Lavaleye, 1986).

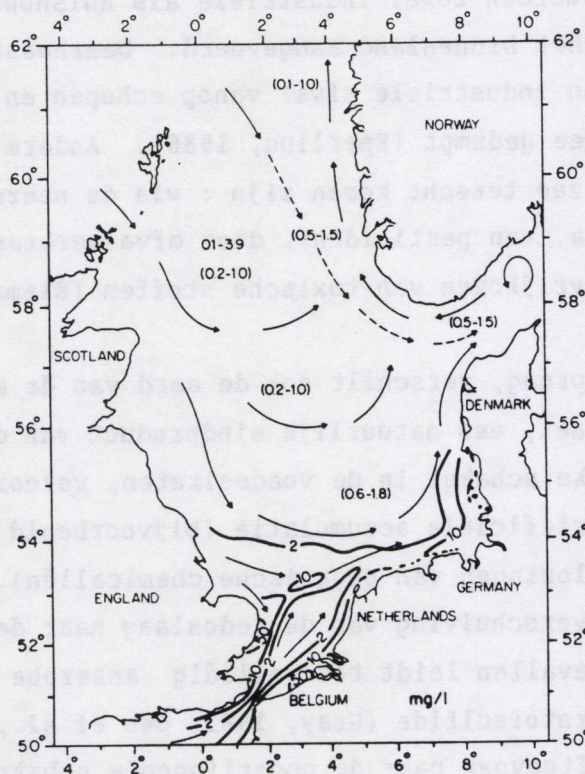


Fig.11.1.: Materiaal in suspensie (mg/l) in de Noordzee tijdens de zomer (uit Eisma en Kalf, 1987).



In de Voordelta worden grote hoeveelheden vervuild Rijn- en Maaswater aangevoerd via de Nieuwe Waterweg en de Haringvlietsluizen. De Westerschelde voert in verhouding veel minder maar wel ernstiger vervuild water aan. Het Westerscheldewater stroomt aanvankelijk zuidwaarts maar keert uiteindelijk terug naar het noorden parallel met de kust (Nihoul en Hecq, 1984).

Uit een studie van de zuidelijke Noordzee (Eisma en Kalf, 1987) blijkt dat ten zuiden van de Voordelta (de Belgische kust tot en met de Westerscheldemonding), de totale concentratie aan partikels in suspensie hoger is dan in de naburige kustzone (Fig.11.1). Het gebied ter hoogte van de Westerscheldemonding, waar een groot deel van dit fijn materiaal bezinkt, is relatief rijk aan organisch materiaal (Fig.11.2). Volgens

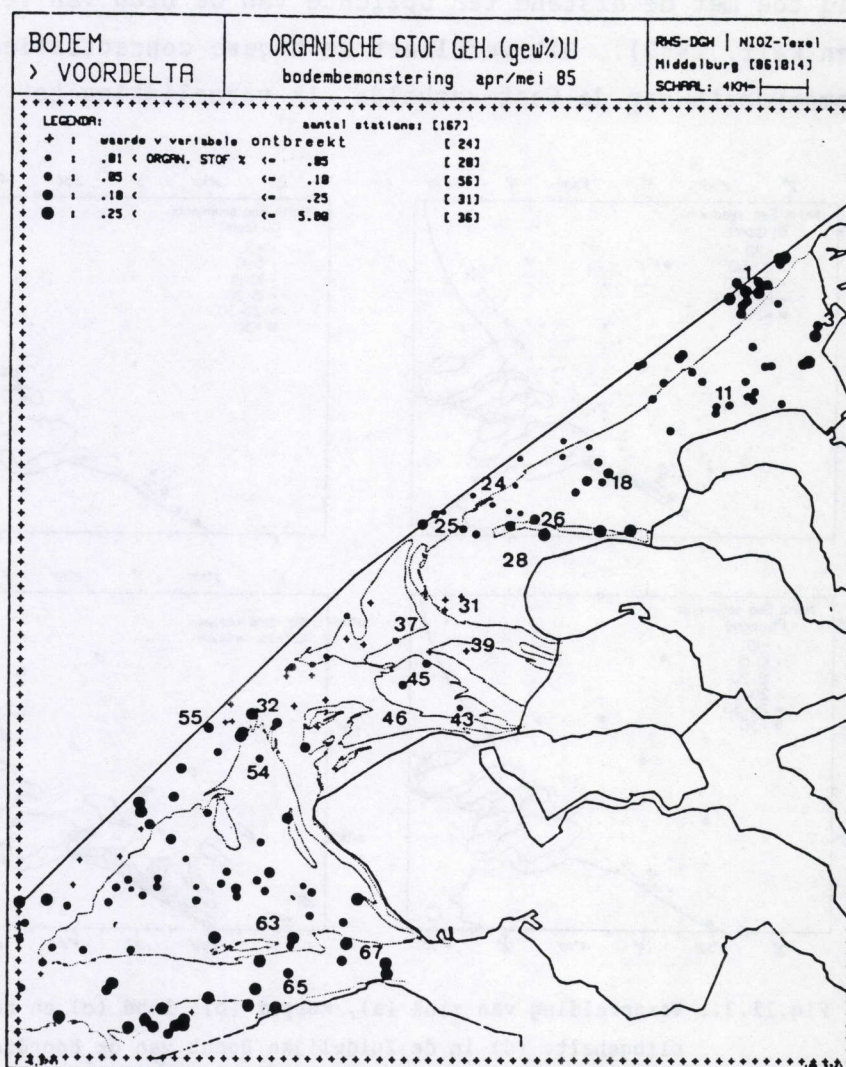


Fig.11.2.: Organisch stofgehalte (in gewichtsprocent) in de Voordelta tijdens het voorjaar (naar Seip en Brand, 1987), met aanduiding van de 20 stations uit deze studie.



Eisma (1981) zijn organische afvalstoffen echter niet steeds gebonden aan slibrijke gebieden. In de noordwaartse stroomrichting van het Westerscheldewater, evenwijdig met de kust, wordt een relatief hoog gehalte aan organische koolstof gevonden, in tegenstelling tot de relatief kleine slibfractie in dit gebied (Seip en Brand, 1987). Verder zijn ook de monding van de Grevelingengeul en de meest noordelijk gelegen stations van de Voordelta rijk aan organisch materiaal (Fig.11.2). De aanvoer hiervan gebeurt voornamelijk via de respectievelijke estuaria. Hierbij moet wel opgemerkt worden dat vóór de Grevelingen geen belangrijke lozingen van industriële afval zijn gekend.

Zware metalen, zoals Zn, Cu en Pb accumuleren vooral op plaatsen waar fijn materiaal wordt afgezet (Eisma, 1981). Hun concentratie is verder nog afhankelijk van de dispersiemogelijkheden, en neemt omgekeerd evenredig toe met de afstand ten opzichte van de bron van vervuiling (Eisma en Kalf, 1987). Dit verklaart de hogere concentraties Zn, As en Pb stroomopwaarts van de Westerschelde, in vergelijking tot het mondings-

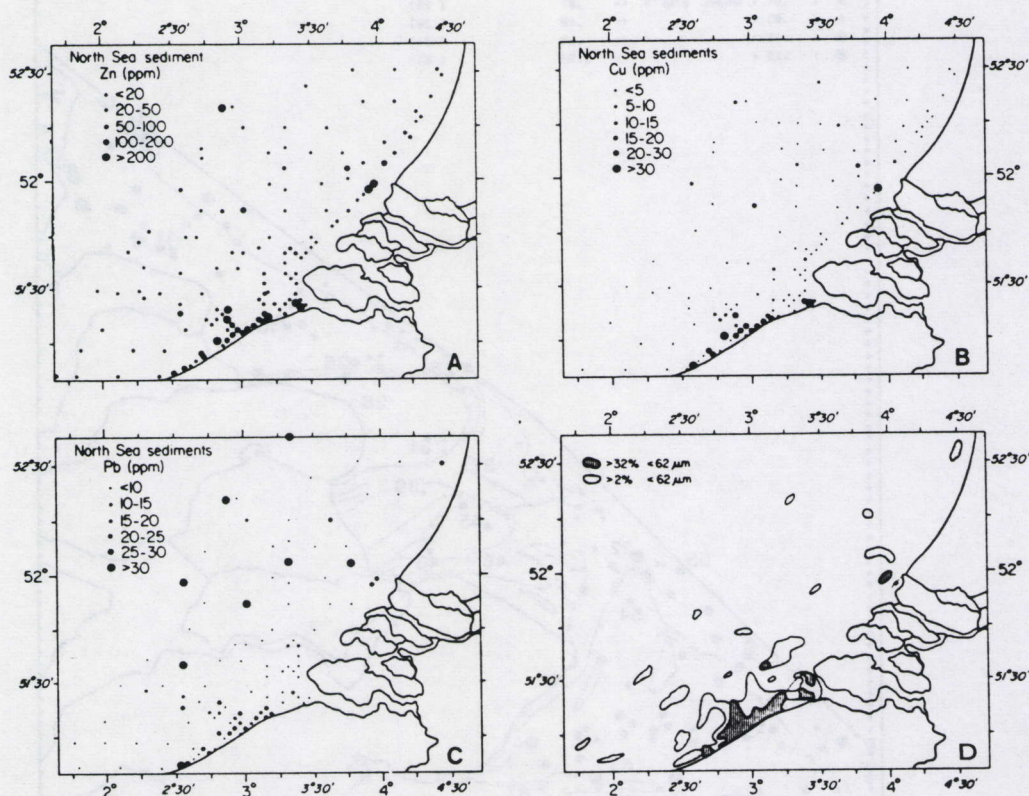


Fig.11.3.: Verspreiding van zink (a), koper (b), lood (c) en het slibgehalte (d) in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee (uit Eisma, 1981).



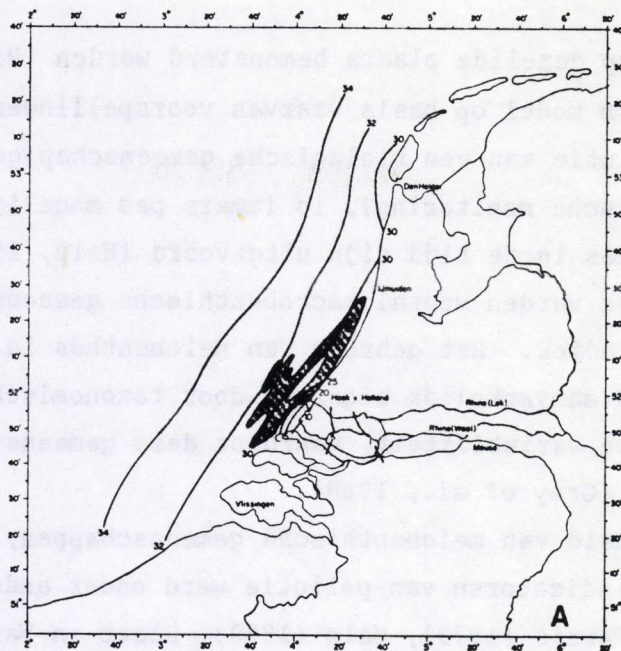


Fig.11.4.: Verspreiding van zand met een ijzergehalte van meer dan 0.4 % in de 0.250 tot 0.315 mm fractie : het gearceerde gebied is het studiegebied; de donkerste arcering wijst op een hoog ijzergehalte (uit Eisma, 1981).

gebied (Fatima et al., 1988). Er worden echter nog steeds onnatuurlijke (hoge) concentraties zware metalen aangetroffen in de slibrijke gebieden ter hoogte van de Westerscheldemonding en ter hoogte van de Nieuwe Waterweg (Fig.11.3) (Braeckman et al., 1981; Nolting, 1986; Eisma en Kalf, 1987 en Fatima et al., 1988). Zware metalen kunnen ook worden geïncorporeerd in het sediment door co-precipitatie. Hiertoe lenen zich vooral zandige bodems ( $> 200 \mu\text{m}$ ). Zo worden ijzer-rijke zandige sedimenten gevormd in de directe nabijheid van de Rijnmond (Fig.11.4) (Eisma, 1981).

#### 11.1.2. Nematoden en pollutie-monitoring

Doordat vele afvalstoffen uiteindelijk bezinken en zich meestal op chemische of fysische wijze binden aan de sedimentpartikels, is het sediment een belangrijk reservoir voor afvalstoffen (Hetherington en Harvey, 1978; Eisma, 1981 en McIntyre, 1988). Sinds de ontwikkeling van monitoringprogramma's voor mariene pollutie is veel aandacht besteed aan de in de bodem levende organismen (McIntyre, 1988). Aangezien benthische organismen min of meer sedentair zijn kunnen dezelfde gemeenschappen



meerdere malen op dezelfde plaats bemonsterd worden (Bilyard, 1987). Het opstellen van een model op basis waarvan voorspellingen over de toekomstige evolutie van een biologische gemeenschap gedaan worden (= doel van biologische monitoring), is immers pas mogelijk indien een groot aantal observaties in de tijd zijn uitgevoerd (Heip, 1980).

Oorspronkelijk werden vooral macrobenthische gemeenschappen betrokken in monitoring-studies. Het gebruik van meiobenthos in monitoring-programma's werd aanvankelijk afgeremd door taxonomische problemen en de grote ruimtelijke variabiliteit, waardoor deze gemeenschappen zouden gekenmerkt zijn (Gray et al., 1980).

De bruikbaarheid van meiobenthische gemeenschappen, meer bepaald de nematoden, als indicatoren van pollutie werd onder andere geëvalueerd door Ferris en Ferris (1979), Heip (1980), Platt en Warwick (1980) en Platt (1984). Hun belangrijkste argumenten worden hieronder aangehaald en geïllustreerd aan de hand van literatuurgegevens, voornamelijk afkomstig uit experimenteel onderzoek.

(1) Een korte generatietijd en een hoge diversiteit laten toe dat nematodengemeenschappen vlugger reageren op veranderingen in hun omgeving dan macrobenthische organismen.

- Uit experimentele studies blijkt dat het aantal generaties per jaar naargelang de soort varieert tussen 1.6 en 21, met een gemiddelde van tien generaties per jaar (zie overzichtsartikel Heip et al., 1985). Deze schattingen zijn echter gebaseerd op in vitro-culturen. Aangezien meestal snelgroeiende nematoden in laboratoriumexperimenten zijn gebruikt, blijven schattingen betreffende de minimum generatietijd van nematoden in hun natuurlijk habitat echter speculatief (Heip et al., 1985). Gerlach (1971) beschouwt drie generaties per jaar als een representatieve minimumwaarde. Op basis van een levenscyclus-turnover van 2.2 tot 3, en drie generaties per jaar bekomt Gerlach (1971) gelijkaardige productieschattingen als Warwick en Price (1979) die gebruik maken van een empirische relatie tussen respiratie en productie, onafhankelijk van de minimumgeneratietijd. De turn-over rate, die beide auteurs vinden is tot vijf maal groter dan die van macrobenthische organismen, niettegenstaande de meiobenthische biomassa slechts 3 % van de macrofauna bedraagt. Vranken et al. (1986) bekomen aan de hand van een regressievergelijking op basis van de relatie tussen minimale



generatietijd, temperatuur en het gewicht van adulte wijfjes nog hogere productieschattingen in bepaalde habitats (vb. P/B = 60; zie Hoofdstuk 10).

- Wat de diversiteit betreft, worden in de Voordelta bijna twee maal zoveel nematoden- als macrobenthossoorten gevonden (resp. 242 en 140 soorten) (Seip en Brand, 1987).

(2) Nematoden zijn toleranter dan de meeste andere taxa voor zowel organische als anorganische vervuiling. Ze zijn dikwijls het enig overblijvende taxon in zwaar gepollueerde gebieden (Heip et al., 1984).

Uit het schaars proefondervindelijk onderzoek dat werd uitgevoerd, blijkt de grotere tolerantie van nematoden voor zware metalen, dit in vergelijking tot polychaeten, crustaceeën en bivalven. De lethale concentraties van Cu, Hg, Cd, Pb, en Zn zijn meestal hoger voor nematoden. (Howell, 1984; Vranken et al, 1985; Vranken en Heip, 1986b). Popham en Webster (1979) suggereren dat de afname in fecunditeit en groei, geobserveerd bij *Caenorhabditis elegans* een gevolg is van de interferentie tussen de cadmium- en de nutriënten- opname en/of assimilatie. Aan de hand van electronenmicroscopie worden bij bepaalde Cd-concentraties veranderingen waargenomen in de structuur van de mitochondriën van de darm- en farynxcellen (Popham en Webster, 1979). Vranken et al. (1985) veronderstellen dat de verschillende cadmium-resistenties van verscheidene taxa het resultaat zijn van verschillen in permeabiliteit en opnamemechanismen, de aanwezigheid van cadmium-bindende proteïnen en de capaciteit om metalen in korrels en blaasjes te bewaren, waardoor de toxiciteit wordt gereduceerd.

Over het effect van organische pollutie op nematoden zijn nog minder experimentele studies uitgevoerd. Omdat van de meiobenthische gemeenschappen vooral sommige nematodensoorten blijken te overleven in een anaeroob milieu (Fenchel en Riedl, 1970; Boaden en Platt, 1971; Boaden, 1977; Jensen 1986), wordt er bij hoge organische aanrijking een procentuele toename van die soorten verwacht. In normale omstandigheden leven deze soorten onder de redoxlaag in slibrijke sedimenten (= thallobios) (Gee et al., 1985). Naast deze nematodensoorten blijken ook sommige gastrotrichen, turbellariën en zelfs macrobenthische organismen, waaronder mollusken en anneliden min of meer anaeroob te kunnen leven (Fenchel en Riedl, 1970; Powell et al., 1980). Lagere invertebraten, zoals gastrotrichen en plathelminthes zouden in staat zijn om sulfide te oxideren (en zodoende te detoxificeren) met zwavel als eindproduct. Op



basis van verschillende microcosmosexperimenten besluiten Meyers et al. (1987 en 1988) dat het thiobios een ecologische subeenheid vormt binnen de meiofauna. Volgens deze auteurs is niet zozeer de aan- of afwezigheid van zuurstof bepalend voor de aan- of afwezigheid van thiobiotische soorten. Een meer waarschijnlijke verklaring is hun ecologische nood aan sulfide. Thiobios verkiest immers, in tegenstelling tot het oxybios, steeds sulfide-rijke microhabitaten, zelfs wanneer de levensomstandigheden niet optimaal zijn (Meyers et al., 1988). Aan de hand van ultrastructureel en ecofysiologisch onderzoek werd de aanwezigheid aangetoond van zwavelrijke kristallen in de niet-contractiele delen van de lichaamsmusculatuur bij de zoetwaternematode *Tobrilus gracilis* (Nuß, 1984 en Nuß en Timkowski, 1984). Verder werd een correlatie vastgesteld tussen de hoge zwavelconcentraties in de kristallen en de gereduceerde toestand (sulfiderijk) van het milieu. Dit leidde tot de veronderstelling dat de kristallen deel uitmaken van een detoxificatiesysteem voor sulfide-ionen (Nuß, 1984). Volgens Heip et al. (1985) zijn vooral nematoden de belangrijkste grazers van de anaerobe bacteriële productie. Er is echter nog weinig geweten over de benthische gemeenschappen van dergelijk anaeroob milieu.

Uit experimenteel onderzoek van McLachlan en Harty (1982) blijkt dat nematoden het minst gevoelig zijn voor olievervuiling. Hun densiteiten stijgen met 9 %, waarschijnlijk als gevolg van het verhoogde voedselaanbod door de toename van microörganismen, en/of de verminderde competitie- en predatiedruk (McLachlan en Harty, 1982).

Er bestaat verder nog empirische informatie over het effect van pentachlorophenol (PCP), dat wordt gebruikt als insecticide, pesticide en bactericide en toxisch is voor vele organismen (Cantelmo en Rao, 1978; Tagatz et al., 1981). Pentachlorophenol veroorzaakt in hogere concentraties wijzigingen in de soorten- en trofische samenstelling van nematodengemeenschappen (Cantelmo en Rao, 1978). Als mogelijke verklaringen voor de dominantieverschuiving van de epistratumeters naar de detrituseters, suggeren deze auteurs (1) veranderingen in het voedselaanbod als gevolg van de algicide werking van PCP, (2) een toxisch effect op sommige nematoden, en (3) wijzigingen in de competitieve relatie tussen macro- en meiofauna (detrituseters zijn meer competitief met het macrobenthos dan de epistratumeters).



(3) Door de algemene verspreiding en hoge densiteiten van nematoden zijn in vergelijking tot het macrobenthisch onderzoek minder grote stalen nodig. Nematoden zijn dikwijls numeriek dominant binnen de Metazoa, met densiteiten in de grootte-orde van  $10^6$  individuen per  $10\text{ m}^2$  (Heip et al., 1985; Schiemer 1987).

(4) Nematoden vormen een belangrijke component van het marien ecosysteem. Door hun activiteit in het sediment dragen ze bij tot de stabilisatie van de zeebodem. Door het stimuleren en het in stand houden van bacteriënpopulaties (d.m.v. grazing, excretie en mechanische bioturbatie) (Schiemer, 1987; zie ook Hoofdstuk 10) vervullen nematoden een belangrijke rol in de recyclage van organisch materiaal en in biologische afbraakprocessen (Gerlach, 1978; Tietjen, 1980b; Schiemer, 1987).

(5) Determinatieproblemen zijn gedeeltelijk opgelost door de publicatie van eenvoudige sleutels (Platt en Warwick 1983; 1988).

Gedurende het laatste decennium werd het effect van verstoring van het milieu op de structuur van nematodengemeenschappen steeds intensiever bestudeerd. Dit gaf aanleiding tot het gebruik van verschillende gemeenschapsparameters voor monitoring van het bentisch ecosysteem. Belangrijke parameters in deze context zijn : (1) de nematode-copepode-ratio (Ne/Co); (2) verscheidene diversiteits- en dominantie-indices (zowel op soort, als op trofisch niveau) en (3) soorten-abundantie-distributies.

Deze methoden zijn reeds meerdere malen bruikbaar gebleken voor pollutie-monitoring van gebieden die worden gekenmerkt door een zeer homogeen en stabiel habitat, met uitzondering van de locale lozing van afvalproducten (vb. Heip et al., 1988b; Warwick, 1988). In dergelijke gevallen worden veranderingen in de gemeenschapsstructuur ten gevolge van vervuiling onmiddellijk zichtbaar, wanneer de verstoorde gemeenschappen worden vergeleken met de niet-verstoorde (= referentie) gemeenschappen. In dynamische gebieden, zoals de Voordelta, heeft de temporele onstabieliteit van het milieu echter evengoed zijn impact op de gemeenschapsstructuur, terwijl de ruimtelijke heterogeniteit de onderlinge vergelijking van stations bemoeilijkt. Met als doel het gebruik van bovenstaande parameters voor biomonitoring van meer heterogene en onstabiele gebieden te evalueren, wordt in dit hoofdstuk de structuur van



de nematodengemeenschappen van het Voordeltagebied bestudeerd in relatie tot pollutie. Fig.11.5 toont de stations waarvan, op basis van literatuurgegevens, het slibgehalte, het organisch C-gehalte, en de geografische positie van de stations ten opzichte van gekende bronnen van vervuiling, wordt verwacht dat er een relatief belangrijke impact van pollutie aanwezig is, in vergelijking tot de overige bestudeerde stations. Er zal worden nagegaan in hoeverre de nematodengemeenschappen van de verstoorde stations zich onderscheiden van die van de overige stations.

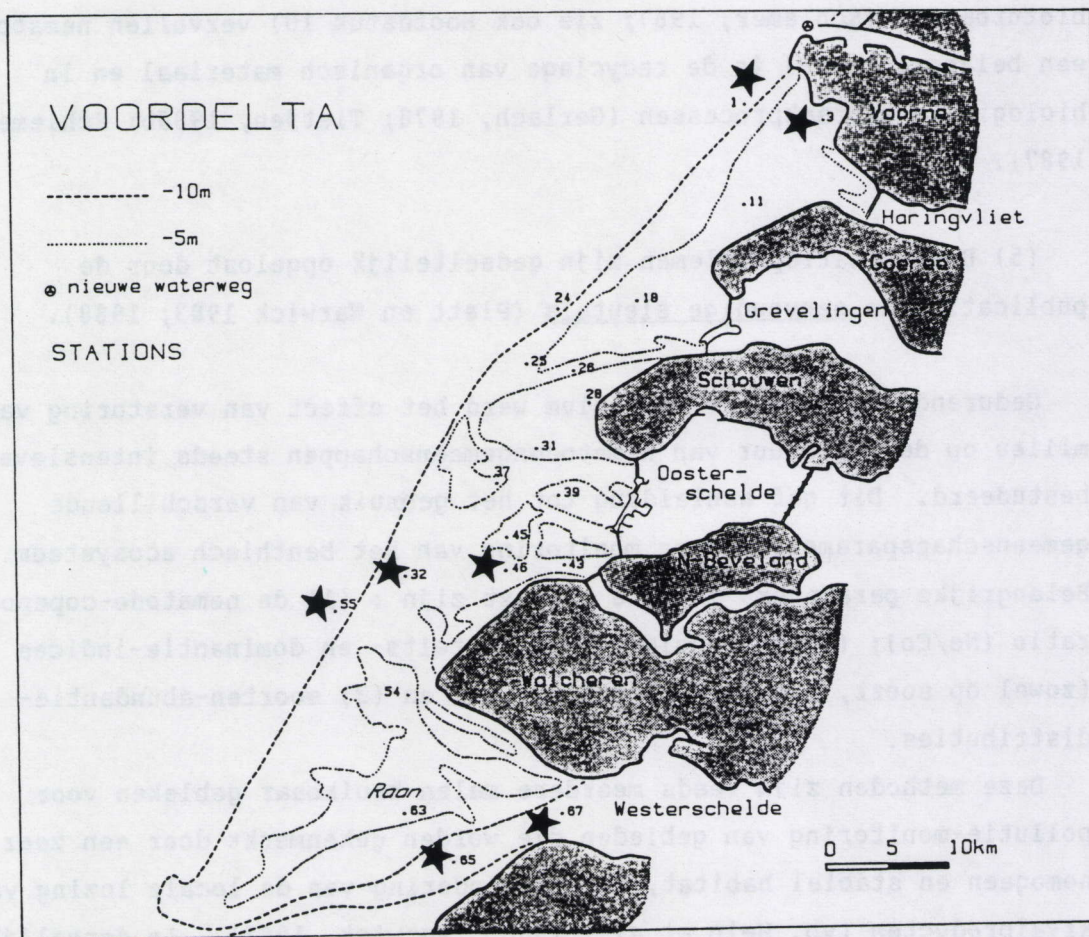


Fig.11.5.: De Voordelta met aanduiding van de 20 bestudeerde stations. De stations die het meest worden beïnvloed door de aanvoer van polluenten via de Westerschelde of de Nieuwe Waterweg zijn aangeduid.



## 11.2. De nematode/copepode-ratio

### 11.2.1. Inleiding en resultaten

Volgens Raffaelli en Mason (1981) is de verhouding van het aantal nematoden op het aantal copepoden een bruikbare indicator voor organische pollutie in zandstranden. Enerzijds worden bepaalde nematodensoorten (vooral niet-selectieve detrituseters) zeer abundant bij organische vervuiling, doordat het organisch materiaal waarmee ze zich voeden in grote hoeveelheden beschikbaar wordt. Anderzijds blijken harpacticoide copepoden veel gevoeliger te zijn voor verstoringen in het milieu. Hun densiteiten nemen af bij toenemende organische pollutie, waardoor hogere nematoden/copepoden-ratio's (Ne/Co) worden verwacht in de meest organisch gepollueerde gebieden.

In de Voordelta is de Ne/Co-ratio hoog significant gecorreleerd met het percentage slib ( $r_s = 0.45$ ,  $n = 60$ ) en de mediane korrelgrootte ( $r_s = -0.55$ ,  $n = 60$ ). Door de correlatie van de meiobenthosdensiteiten met de samenstelling van het sediment, kunnen alleen stations met een gelijk-aardige sedimentsamenstelling worden vergeleken. Daarom worden vijf stationsgroepen onderscheiden op basis van de mediane korrelgrootte en de slibfractie (Tabel 11.1). Door de tijdelijke slibaccumulaties mag men de Westerschelde (de stations 65 en 67) niet vergelijken met andere gebieden. Daarom vormen deze stations een afzonderlijke groep. Deze groep is uiteindelijk het best vergelijkbaar met de groepen III en IV,

groep	stations	mediane korrelgrootte in mm (gem. per station)	slibfractie (%) (gem. per station)
I	1, 26, 32	0.14 - 0.16	5 - 14
II	3, 11, 63	0.15 - 0.18	1.5 - 3
III	39, 31, 18, 43, 24,	0.20 - 0.27	1 - 4
IV	25, 46, 28, 54 55, 37, 45	0.28 - 0.32	1 - 4
V	65, 67	0.22 - 0.34	4 - 29

Tabel 11.1.: Groepering van de 20 Voordeltastations op basis van de gemiddelde mediane korrelgrootte en de gemiddelde slibfractie (station 65 en station 67 onderscheiden zich niet op basis van hun gemiddelde sedimentsamenstelling, maar vanwege de slibaccumulaties die in deze stations kunnen optreden).



waarvan de stations tenminste tijdelijk dezelfde sedimentsamenstelling vertonen als de stations 65 en 67.

In Fig.11.6 is de gemiddelde Ne/Co-ratio ( $\pm$  S.F.) per station gegeven. Er worden significante verschillen gevonden tussen de 20 stations op basis van de gemiddelde Ne/Co-ratio (Tabel 11.2 en 11.3). Wanneer de Ne/Co-ratio's tussen de stations van dezelfde groep worden vergeleken, dan blijkt dat :

Er geen significant verschillende ratio's worden gevonden binnen groep I (Fig.11.6).

De Ne/Co-ratio significant lager is (in vergelijking tot de laagste ratio per station binnen elke groep) in :

- station 3, ter hoogte van de Haringvlietsluizen (binnen groep I).
- de stations 28, 39 en 46 ter hoogte van de Oosterscheldemonding; station 24, boven de monding van de Grevelingengeul; en station 54 op de Vlake van de Raan (binnen groep III).

- station 55, in de zeewaartse uitloper van de Oosterscheldegeul (binnen groep IV)

- Bij een kleine slibfractie (najaar '84) zijn de Ne/Co-ratio's van de stations 65 en 67 significant hoger, in vergelijking tot andere stations met een vergelijkbare sedimentsamenstelling (binnen de groepen II en IV).

Volgens Raffaelli en Mason (1981) zou echter, onafhankelijk van de samenstelling van het sediment, een ratio hoger dan 100 reeds wijzen op organische vervuiling, in niet gepollueerde littorale en sublittorale gebieden.

	K	p
Ne/Co	49.301	0.000
N <sub>1</sub>	35.052	0.014
d	32.867	0.025
T.D.	42.137	0.002

Tabel 11.2.: Kruskal Wallis-test tussen de 20 stations op basis van de Nematoda/Copepoda ratio, de diversiteitsindex N<sub>1</sub>, de dominantie-index d en de trofische diversiteitsindex T.D. (p = significantie ; n = 60)



	1 32 26	11 3 63	39 31 18 43 24 25 46 28 54	55 37 45	65 67
1	.	*	*	*	*
32	.	*	*	*	*
26	.	*	*	*	*
11		*	*	*	*
3		.	*	*	*
63		.	*	*	*
39			*	*	*
31			.	*	*
18			.	*	*
43			.	*	*
24			.	*	*
25			.	*	*
46			.	*	*
28			.	*	*
54			.	*	*
55				*	*
37				.	*
45				.	*
65					.
67					.

Tabel 11.3.: Multipele vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de Nematoda/Copepoda ratio (\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ) (de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling).

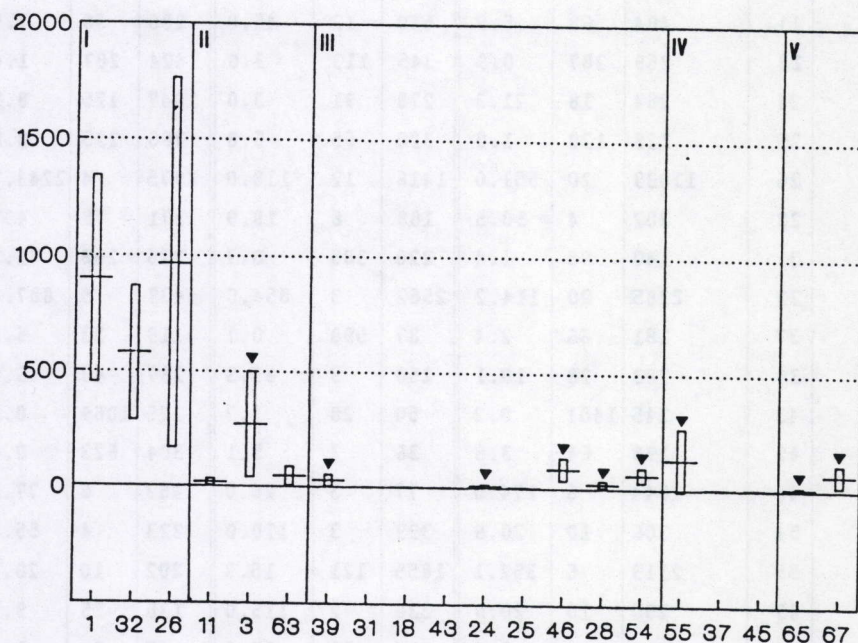


Fig.11.6.: Gemiddelde Ne/Co ratio ( $\pm$  S.F.) per station : de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling (zie Tabel 11.1). De aangeduide stations hebben een significant hogere ratio dan het station met de laagste ratio, behorende tot dezelfde sedimentsgroep.



In de Voordelta (Tabel 11.4 en Fig.11.7) wordt een gemiddelde Ne/Co-ratio van meer dan 100 aangetroffen in het noorden (de stations 1 en 3), in de monding van de Grevelingen (station 26), in de monding van de Oosterscheldegeul (de stations 32, 46 en 55), in de Westerscheldegeul (station 67) en op de Vlake van de Raan (de stations 54 en 63).

Met uitzondering van de Vlake van de Raan, zijn al deze stations gekenmerkt door de hoogste nematodendensiteiten van de Voordelta ( $> 1000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) (Fig.11.8). Op station 55 na, worden hier ook de laagste copepodendensiteiten ( $< 25 \text{ Co}/10 \text{ cm}^2$ ) gevonden (Fig.11.9).

### 11.2.2. Discussie

De gebieden met een Ne/Co-ratio groter dan 100 zijn, op de monding van de Grevelingengeul en de Vlake van de Raan na, het meest onderhevig aan organische pollutie in de Voordelta. In het noorden van de Voordelta

st.	najaar '84			voorjaar '85			najaar '85			gem.
	Ne	Co	Ne/Co	Ne	Co	Ne/Co	Ne	Co	Ne/Co	
1	5433	7	799.0	2357	2	1178.0	5600	17	329.4	768.6
3	2572	25	102.8	1942	3	647.3	3177	46	69.0	272.6
11	404	68	5.9	540	12	45.0	286	38	7.5	19.4
18	269	287	0.9	345	113	3.0	424	287	1.4	1.7
24	384	18	21.3	278	91	3.0	1047	125	8.3	10.8
25	126	120	1.0	320	55	5.8	260	295	0.8	2.5
26	11039	20	551.0	1416	12	118.0	8975	4	2243.7	970.6
28	202	4	50.5	108	6	18.0	371	78	4.7	29.3
31	140	95	1.4	220	305	0.7	326	268	1.2	1.1
32	2285	20	114.2	2562	3	854.0	4437	5	887.4	618.3
37	161	66	2.4	87	598	0.1	119	23	5.1	2.5
39	283	28	10.1	250	3	83.3	287	43	6.6	33.2
43	245	1401	0.2	50	28	1.7	175	1069	0.1	0.6
45	198	64	3.0	36	7	5.1	304	623	0.4	2.8
46	1044	6	174.0	77	3	26.0	463	6	77.1	92.3
54	206	10	20.6	329	3	110.0	223	4	55.7	62.1
55	2113	6	352.1	1855	121	15.3	202	10	20.2	129.0
63	200	10	20.0	230	2	115.0	138	15	9.2	48.0
65	113	13	8.6	514	23	22.3	37	24	1.5	10.8
67	129	3	43.0	1627	113	14.3	2755	19	145.0	67.4

Tabel 11.4 : De Ne/Co-ratio per station en per campagne.



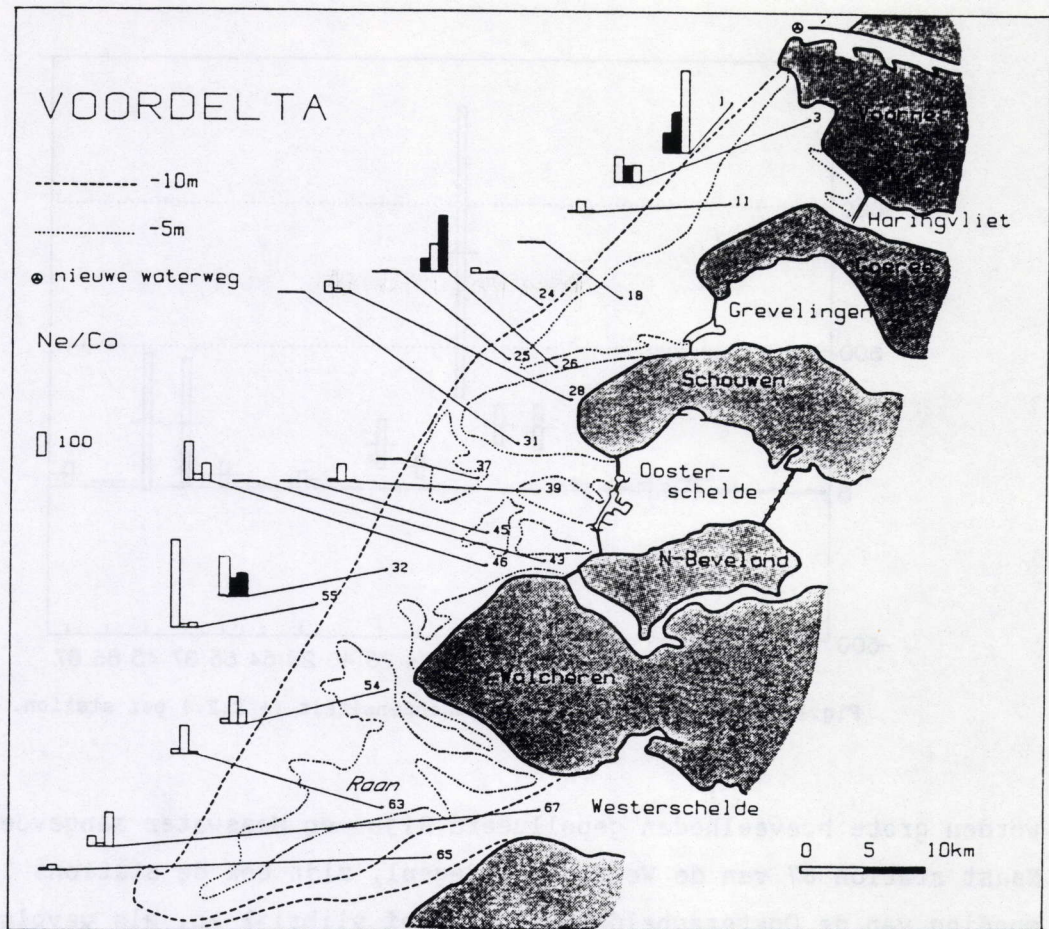


Fig.11.7.: De Nematoda/Copepoda ratio in de Voordelta per station en per campagne (in volgorde: najaar '84; voorjaar '85 en najaar '85) (volle staven geven de gemeten waarde  $\times 10^{-1}$ ).

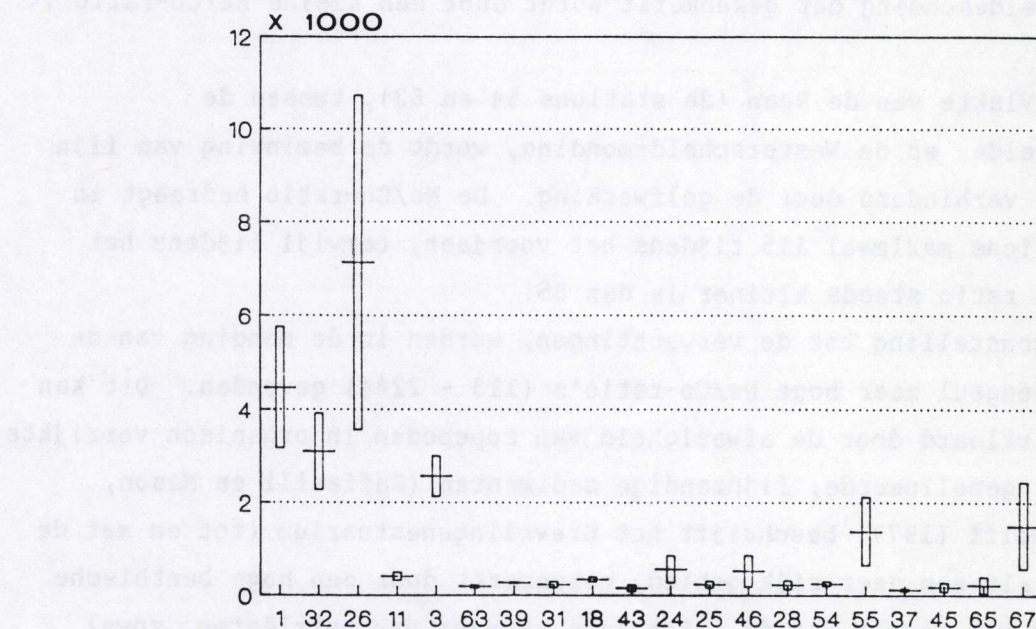


Fig.11.8.: De gemiddelde nematodendensiteit ( $\pm$  S.F.) per station.



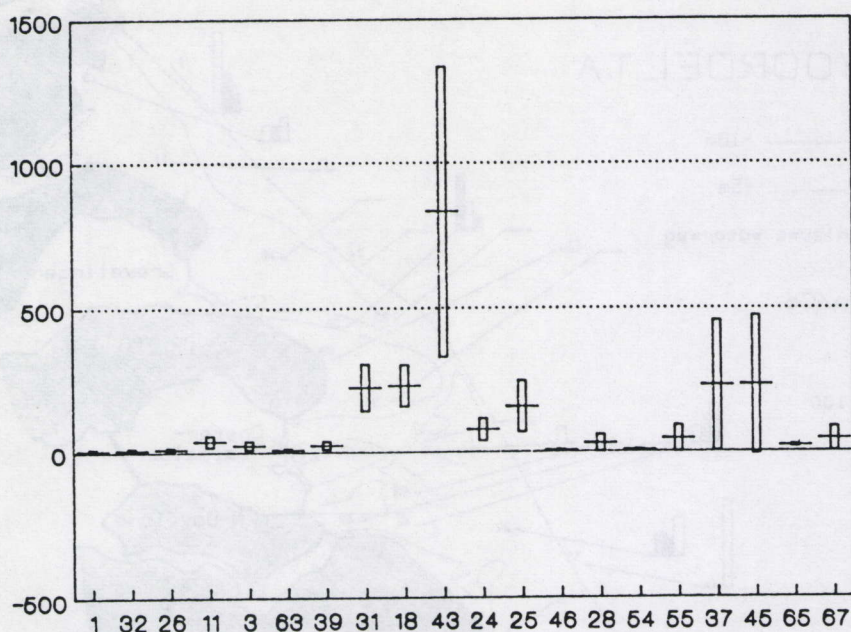


Fig.11.9.: De gemiddelde copepodendensiteit ( $\pm$  S.F.) per station.

worden grote hoeveelheden gepollueerd Rijn- en Maaswater aangevoerd. Naast station 67 van de Westerscheldegeul, zijn ook de stations in de monding van de Oosterscheldegeul relatief slibrijk en, als gevolg van de noordwaarts gerichte reststroom van de Westerschelde, gecontamineerd met vervuild Westerscheldewater. In station 43 van de Oosterscheldegeul, het dichtst tegen de monding gelegen, verhinderen grotere stroomsnelheden de bezinking van gepollueerde sedimenten. Dit is het enige station in de Oosterscheldemonding dat gekenmerkt wordt door een kleine Ne/Co-ratio ( $< 1.7$ ).

Op de Vlake van de Raan (de stations 54 en 63), tussen de Oosterschelde- en de Westerscheldemonding, wordt de bezinking van fijn materiaal verhinderd door de golfwerking. De Ne/Co-ratio bedraagt in deze stations maximaal 115 tijdens het voorjaar, terwijl tijdens het najaar de ratio steeds kleiner is dan 55.

In tegenstelling tot de verwachtingen, worden in de monding van de Grevelingengeul zeer hoge Ne/Co-ratio's (113 - 2244) gevonden. Dit kan worden verklaard door de afwezigheid van copepoden in organisch verrijkte maar niet gepollueerde, fijnzandige sedimenten (Raffaelli en Mason, 1981). Wolff (1977) beschrijft het Grevelingenestuarium (tot en met de monding) als een zeer rijk gebied, gekenmerkt door een hoge benthische productie als gevolg van de intensieve toevoer van nutriënten, zowel vanop het land als vanuit de zee. De uitzonderlijk hoge nematoden-



densiteiten (tot  $11039 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) en zeer lage copepoden-densiteiten ( $< 21 \text{ Co}/10 \text{ cm}^2$ ) in station 26 ondersteunen de hypothese dat het hier gaat om natuurlijke organische aanrijking (zie ook verder).

Het gebruik van de Ne/Co-ratio als indicator van pollutie wordt echter in de literatuur meerdere malen in vraag gesteld. Coull et al., (1981) geloven niet in de reductie van de zeer complexe meiofaunastructuur tot één enkele index. Hun belangrijkste kritiek steunt op de grote seizoenale variabiliteit, die de densiteiten van zowel copepoden als nematoden kenmerkt. Ook in de Voordelta worden (vooral in de stations 1, 32, 26 en 3; zie Fig.11.7) grote temporele fluctuaties waargenomen voor de Ne/Co-ratio. De Ne/Co-ratio bedraagt in deze stations echter gemiddeld over de drie campagnes meer dan 100, zodat, onafgezien van de seizonaliteit van de Ne/Co-ratio, het effect van organische aanrijking meestal tot uiting komt, mits er meer dan één maal wordt bemonsterd.

Warwick (1981a) opteert voor een meer trofodynamische benadering. Volgens hem is de verhouding van het aantal epistratumetende nematoden (2A) op het aantal harpacticoiden copepoden beter geschikt als indicator van organische pollutie omdat alleen 2A-nematoden dezelfde voedingsstrategie als de copepoden vertonen.

Er bestaan slechts enkele studies van het sublittoraal, waarin de Ne/Co-ratio een goede index voor pollutie wordt bevonden. Over het verloop van een organische pollutiegradiënt in de Oslofjord vertoont de Ne/Co-ratio dezelfde trend als deze aangetoond door monitoring met macrobenthos (Amjad en Gray, 1983). Montagna en Spies (1985) bestuderen de meiofauna van sublittorale gebieden waar olie op natuurlijke wijze aan het bodemoppervlak komt. Hier werd een hogere Ne/Co-ratio gevonden dan in de aangrenzende (olievrije) gebieden. Omdat nematoden zich kunnen voeden met de bacteriënpopulaties die zich op de oliematten ontwikkelen, zijn zij minder gevoelig voor olie (-pollutie) dan harpacticoiden (Montagna en Spies, 1985).

Daar waar de Ne/Co-ratio stijgt met toenemende organische pollutie in de Oslofjord (Amjad en Gray, 1983), wordt een tegenovergestelde tendens gevonden in het noorden van de Adriatische zee (Vidakovic, 1983). Het aantal copepoden neemt toe bij verstoring, terwijl de nematodendensiteiten dalen. Boucher (1985) stelde vast dat copepoden niet altijd gevoeliger zijn voor verstoring dan de nematoden. Na de Amoco Cadiz olieramp zijn de nematodendensiteiten drastisch afgenomen, terwijl de copepodengemeenschappen min of meer stabiel zijn gebleven.



Omdat nematoden en copepoden onafhankelijk van elkaar reageren op verschillende natuurlijke en antropogene omgevingsfactoren, kunnen alleen stalen die op alle vlakken, behalve pollutie, zeer gelijkend zijn onderling met elkaar worden vergeleken (Lamshead, 1984).

Coull et al. (1981) en Shiels en Anderson (1985) wijzen op het onderscheid tussen interstitiële en niet-interstitiële copepoden. Ze beschouwen de Ne/Co-ratio als een slechte indicator van pollutie om dezelfde redenen als Warwick (1981a), namelijk dat alleen groepen met een zelfde microhabitat kunnen vergeleken worden. In een experimentele studie (Gee et al., 1985) waarbij omgevingsfactoren zoals de mediane korrelgrootte, de diepte en de temperatuur gestandaardiseerd zijn, wordt bij toenemende organische aanrijking een reductie van de Ne/Co-ratio vastgesteld, als gevolg van de toename van opportunistische epibenthische harpacticoidensoorten. Volgens Moore et al. (1987) worden vooral nematoden en interstitiële copepoden beïnvloed door zuurstofreductie in het sublittorale sediment, terwijl epibenthische copepoden abundanter worden, waarschijnlijk als gevolg van een verhoogd voedselaanbod en een verminderde predatie- en/of competitiedruk (Moore et al., 1987).

Raffaelli (1987) suggereert dat de variabiliteit van de Ne/Co-ratio in verschillende gebieden en over verschillende pollutiegradiënten, hoofdzakelijk het gevolg is van het verschil in gedrag van de nematoden en copepoden. Hij sluit zich aan bij de kritiek van Coull et al. (1981), Shiels en Andersen (1985) en Gee et al. (1985), door onderscheid te maken tussen mesobenthische (= interstitiële), endobenthische (= gravende) en epibenthische (= aan het oppervlak levende) copepodensoorten. Zowel de verschillende types harpacticoiden copepoden als nematoden reageren telkens anders op organische pollutie :

- De nematoden-abundantie stijgt bij organische aanrijking totdat een bepaalde graad van chemische vervuiling wordt overschreden, waarbij de nematoden niet langer resistent zijn.

- Interstitiële copepoden overleven bij organische aanrijking als gevolg van verstopping van de sedimentporiën.

- De epi- en endobenthische copepoden zijn niet afhankelijk van de interstitiële ruimten. Ze ondergaan geen direct effect van organische vervuiling. Slechts bij intense organische aanrijking nemen hun densiteiten af als gevolg van een zuurstoftekort.

Raffaelli (1987) besluit dat de Ne/Co-ratio (zoals oorspronkelijk gedefinieerd) niet in alle omstandigheden even bruikbaar is.



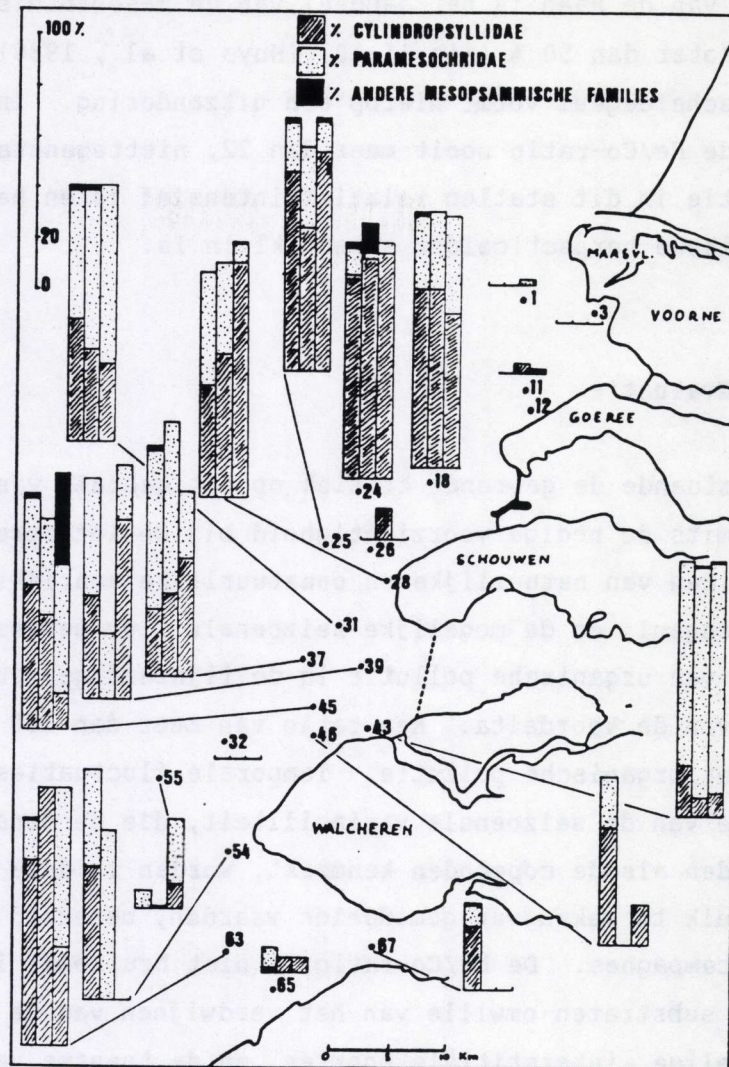


Fig.11.10.: Procentueel aandeel van de mesopsammische soorten in de totale densiteit van de Harpacticoida per station en per campagne (uit Huys et al., 1986).

Verfijningen van de ratio, door hoger vermelde benthische typen te beschouwen, zijn mogelijk, maar hierdoor wordt het gebruik van deze index wel complexer.

In het geval van ons studiegebied blijkt deze aanpassing van de Ne/Co-ratio meestal niet nodig te zijn. De reeds eerder verkregen resultaten op basis van de oorspronkelijke Ne/Co-ratio worden slechts bevestigd wanneer de mesobenthische harpacticoidensoorten in beschouwing worden genomen. Het procentueel aandeel van de mesobenthische soorten in de totale densiteiten van de Harpacticoida is klein in het noorden van de Voordelta (de stations 1 en 3 : 0 - 3 %), in de Grevelingengeul (station 26 : 0 - 20 %), in de Oosterscheldemonding (de stations 32, 46 en 55 : 0 - 60 %) en in de Westerscheldegeul (de stations 65 en 67 : 0 - 30 %). Op



de Vlake van de Raan is het aandeel van de mesobenthische soorten meestal groter dan 50 % (Fig.11.10) (Huys et al., 1986). Station 65 van de Westerscheldegeul vormt hierop een uitzondering. In dit station bedraagt de Ne/Co-ratio nooit meer dan 22, niettegenstaande de aanvoer van pollutie in dit station relatief intensief is en het aandeel van de mesobenthische harpacticoiden steeds klein is.

### 11.2.3. Evaluatie

Niettegenstaande de gegronde kritiek op het gebruik van de Ne/Co-ratio, is deze, mits de nodige voorzichtigheid bij de interpretatie (vb. het onderscheiden van natuurlijke en onnatuurlijke aanrijking in de Grevelingengeul, en de mogelijke seizoenale fluctuaties), bruikbaar als indicator van organische pollutie in de fijnzandige, sublittorale stations van de Voordelta. Een ratio van meer dan 100 is een goede limiet voor organische pollutie. Temporele fluctuaties van de ratio, tengevolge van de seizoenale variabiliteit, die de densiteiten van zowel de nematoden als de copepoden kenmerkt, worden in deze studie beschouwd door gebruik te maken van gemiddelde waarden, berekend over de drie staalnamecampagnes. De Ne/Co-ratio is niet bruikbaar in het geval van slibrijke substraten omwille van het verdwijnen van de voor vervuiling en slib gevoelige, interstitiële soorten, en de toename van de meer resistente, endobenthische soorten.

### 11.3. Diversiteit

#### 11.3.1 Inleiding

Tengevolge van het groot aantal nematodensoorten die in een bepaald habitat kunnen aanwezig zijn, is de beschrijving van de soortenrijkdom een noodzakelijk gegeven in de studie van de structuur van nematodengemeenschappen. Zo werden ook voor de Voordeltastations verschillende diversiteitsindices berekend (zie Hoofdstuk 5), die afhankelijk van de index, de soortenrijkdom of de spreiding van de individuen over de soorten weergeven.

De grootte van de diversiteit wordt toegeschreven aan verschillende factoren (Gray, 1974) waaronder de structurele complexiteit van de omgeving, de voorspelbaarheid van de omgeving, de evolutie van de



gemeenschappen in de tijd, en inter- en intraspecifieke interacties zoals competitie en predatie (Pianka, 1966; Sanders, 1968). Volgens de Stability-time hypothese (Sanders, 1968; Slobodkin en Sanders, 1969), verhinderen onvoorspelbare onstabilititeiten van de omgeving de ontwikkeling van soortenrijke gemeenschappen. In een stabiele omgeving (in de tijd) is de diversiteit maximaal. De gemeenschap heeft een evenwicht bereikt onder invloed van biologische interacties waaronder competitie (Sanders, 1968; Pielou, 1975). Bij stress wordt de equilibriumgemeenschap verstoord : sommige soorten worden dominant, terwijl de soortenrijkdom afneemt.

Steunende op deze hypothese werden in de literatuur verscheidene methoden, die de soortenrijkdom en de dominantie in een gemeenschap beschrijven, voorgesteld als potentiële pollutie-indicatoren. In dit hoofdstuk wordt hun bruikbaarheid getoetst aan de hand van de Voordelta-gegevens.

#### 11.3.2. Diversiteits- en evennessindices

##### 11.3.2.1. De diversiteitsindex $N_1$

###### 11.3.2.1.1. Resultaten

De Shannon-Wiener-index ( $H'$ ) is de meest gebruikte index, als maat voor de soortenrijkdom van een gemeenschap (Platt et al., 1984). In deze studie wordt, om eerder vermelde redenen (zie Hoofdstuk 5) gebruik gemaakt van  $N_1$  (Hill, 1973) met  $N_1$  gelijk aan  $\exp H'$ .

In de meeste ecologische studies van het benthos wordt nagegaan hoe de structurele eigenschappen van een gemeenschap veranderen in relatie tot omgevingsfactoren, zoals de sedimentsamenstelling. Volgens McArthur (1965) leidt een grotere structurele complexiteit van de omgeving (of met andere woorden een groter nicheaanbod) tot een grotere soorten-diversiteit. Voor het meiobenthos, en meer bepaald de nematoden, betekent dit dat de meest diverse gemeenschappen worden gevonden in de minst gesorteerde en slibarmste substraten. Het aantal niches, en dus ook de diversiteit, neemt af met een toenemende slibfractie (Gray, 1981). Deze correlatie van de diversiteit met de samenstelling van het sediment impliceert dat de impact van andere omgevingsfactoren, slechts kan worden vastgesteld wanneer de nematodengemeenschappen, die onderling worden vergeleken, afkomstig zijn uit gelijkaardige substraten.



In de Voordelta zijn, vanwege de negatieve correlatie ( $r_s = -0.3$ ) van de diversiteitsindex  $N_1$  met de slibfractie, de stations opnieuw (zie ook vorige paragraaf) in vijf groepen (I tot V) onderverdeeld op basis van de mediane korrelgrootte en de gemiddelde slibfractie. In Fig.11.11. is per station de gemiddelde diversiteit over de drie campagnes weergegeven. Aan de hand van een Kruskal Wallis- en een a posteriori-test (Tabel 11.2. en 11.5.) wordt binnen elke stationsgroep nagegaan welke stations een significant lagere diversiteit vertonen dan het meest diverse (en dus het minst verstoorde) station dat als referentie wordt beschouwd.

Er worden geen significant lagere diversiteiten gevonden in groep I en IV (Fig.11.11.).

De diversiteit is significant lager (in vergelijking tot het meest diverse station binnen elke groep) in :

- station 3, ter hoogte van de Haringvlietsluizen (binnen groep II)
- de stations 43 en 46, in de Oosterscheldemonding; de stations 39 en 28, ten noorden van de Oosterschelde (binnen groep III)
- de stations 65 en 67, in de Westerscheldemonding (binnen groep III tot V)

	1 32 26	11 3 63	39 31 18 43 24 25 46 28 54	55 37 45	65 67
1	.	*	.	.	.
32	.	*	.	*	.
26	.	*	.	*	*
11		*	.	.	*
3		*	.	*	.
63			.	.	*
39			.	.	.
31			*	.	*
18			.	.	*
43			*	.	.
24			.	*	*
25			.	*	*
46			.	*	.
28			.	.	.
54			.	.	*
55				.	*
37				.	*
45				.	*
65					.
67					.

Tabel 11.5 : Multipele vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de diversiteitsindex  $N_1$  (\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ) (de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling)



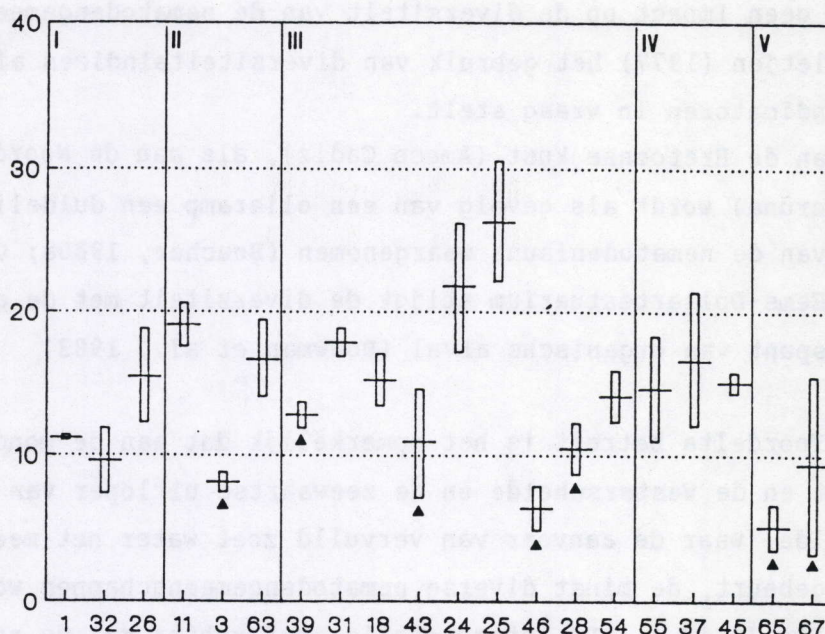


Fig.11.11.: Gemiddelde diversiteitsindex  $N_1$  ( $\pm$  S.F.) per station : de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling (zie Tabel 11.1.). De aangeduide stations hebben een significant lagere diversiteit dan het station met de hoogste diversiteit, behorende tot dezelfde sedimentsgroep.

#### 11.3.2.1.2. Discussie

Heip en Decraemer (1974) suggereren een verband tussen de aanvoer van vervuild water van de IJzer en de lage diversiteitswaarden die aan de monding van deze rivier worden gevonden. Er bestaat echter ook een hoog significante correlatie tussen de Shannon-Wiener-index enerzijds, en de slibfractie en de mediane korrelgrootte anderzijds. De grootste diversiteit wordt gevonden in de meest zandige stations; de gemeenschappen zijn het minst divers in de meest slibrijke stations als gevolg van de kleinere ruimtelijke heterogeniteit, eigen aan dit milieu. Omwille van deze correlatie met de samenstelling van het sediment kan het effect van andere factoren moeilijk worden ingeschat.

Voor de Belgische kust wordt de verarming van de nematoden-gemeenschappen deels verklaard door de geleidelijke eliminaties van soorten naarmate de hoeveelheid zware metalen in het substraat groter wordt (Heip et al., 1984). Enkel generalisten zoals *Sabatieria spec.*, *Theristus spec.* (Heip en Decraemer, 1974) en *Daptonema tenuispiculum* (Heip et al., 1984) overleven, terwijl de specialisten verdwijnen.



In de Long Island zeeëngte hebben zware metalen of organische vervuiling geen impact op de diversiteit van de nematodengemeenschappen, waardoor Tietjen (1977) het gebruik van diversiteitsindices als mogelijke pollutie-indicatoren in vraag stelt.

Zowel aan de Bretoense kust (Amoco Cadiz), als aan de Noordspaanse kust (La Coruña) wordt als gevolg van een olieramp een duidelijke verarming van de nematodenfauna waargenomen (Boucher, 1980a; Giere, 1979).

In het Eems-Dollartestuarium stijgt de diversiteit met de afstand tot een lozingspunt van organische afval (Bouwman et al., 1983)

Wat de Voordelta betreft is het opmerkelijk dat aan de monding van de Haringvliet en de Westerschelde en de zeewaartse uitloper van de Oosterschelde, waar de aanvoer van vervuild zoet water het meest intensief gebeurt, de minst diverse nematodengemeenschappen worden gevonden (Fig.11.12.). De interpretatie moet echter met de nodige

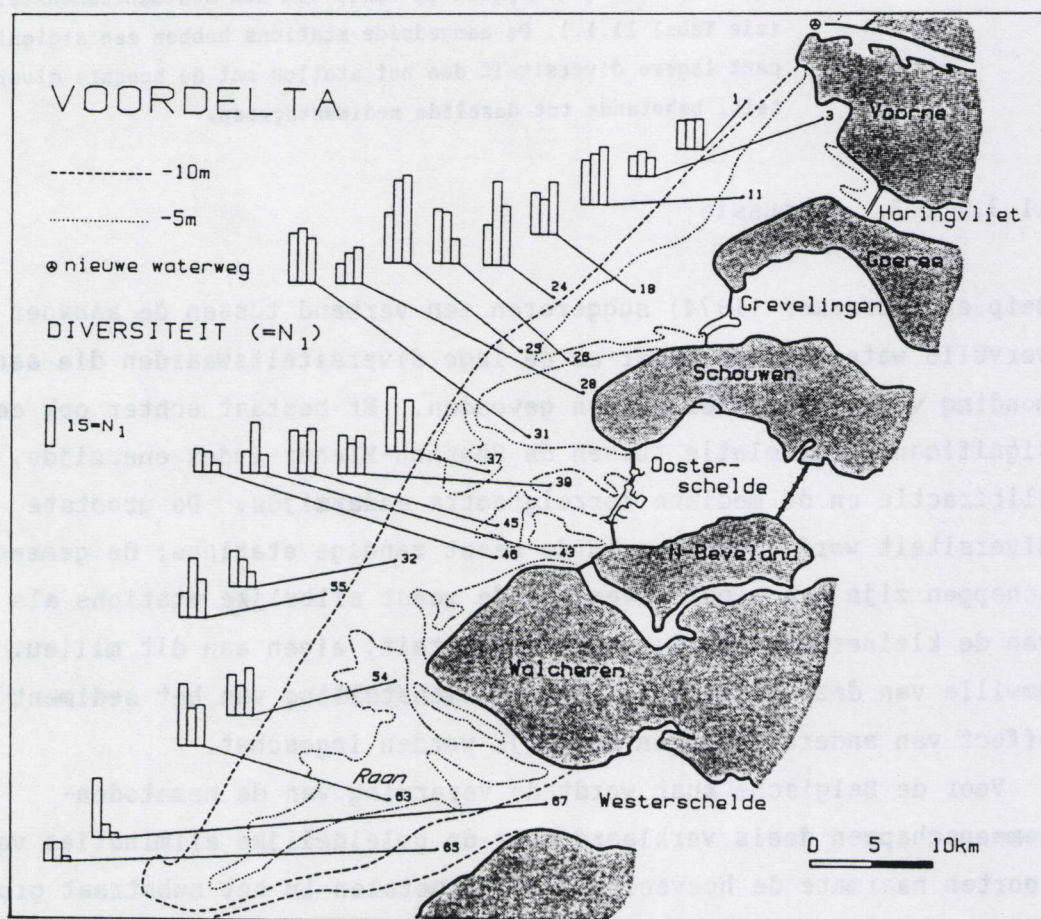


Fig.11.12.: De diversiteit  $N_1$  in de Voordelta per station en per campagne (in volgorde : najaar '84; voorjaar '85 en najaar '85).



voorzichtigheid gebeuren. Zonder soortenkennis ontbreekt een belangrijk gegeven welke toelaat juiste conclusies te trekken uit de correlaties van de diversiteit met de omgeving :

(1) Dikwijls worden de kleinste diversiteiten gevonden bij de grootste slibfracties en dus ook de minst heterogene (op microschaal) sedimenten. De diversiteitsindex  $N_1$  is laag significant en negatief gecorreleerd ( $r_s = -0.3$ ) met de slibfractie. Een slibfractie van 7 % is voldoende om de ruimte tussen de interstitiën op te vullen (Crisp en Williams, 1971), waardoor het aantal beschikbare niches wordt gereduceerd (o.a. door veranderingen in voedselaanbod en beschikbare ruimte). De impact van vervuiling op de diversiteit kan niet onafhankelijk van de sediment-samenstelling worden geïnterpreteerd.

(2) In afwezigheid van slibaccumulaties (najaar '84) worden in station 67 van de Westerscheldegeul relatief soortenrijke gemeenschappen gevonden ( $N_1 = 21$ ), gekenmerkt door de dominantie van predatoren/omnivoren. Naarmate de toevoer van gepollueerd slib groter wordt (voor- en najaar '85), gaan drie niet-selectieve detrituseters (*Daptonema tenuispiculum*, *Ascolaimus elongatus* en *Sabatieria punctata*) domineren. Heip et al. (1984) vinden een identieke gemeenschap in de slibrijke en sterk vervuilde stations ter hoogte van de Westerscheldemonding voor de Belgische kust. Er wordt aangetoond dat *D. tenuispiculum*, door zijn grote mobiliteit in water, kan overleven in de bovenste, zuurstofrijke flocculente sliblaag.

(3) De verarming van de nematodenfauna ter hoogte van de Haringvliet (station 3) is waarschijnlijk eerder een gevolg van de verzoeting van het milieu dan van de vervuiling. Het is algemeen geweten dat bentische brakwaterfauna's (Remane, 1934), waaronder ook de nematodenfauna's (Gerlach 1953) veel minder soorten bevatten dan mariene gemeenschappen. Dit station wordt gekenmerkt door de dominantie van brakke en euryhaliene soorten (*Hypodontolaimus setosus*, *Ascolaimus elongatus*, *Theristus pertenuis*). Saliniteitsfluctuaties verhinderen de detectie van het effect van pollutie in station 3.

(4) De diversiteit van de nematodengemeenschappen fluctueert in tijd en ruimte ter hoogte van de Oosterscheldegeul. Er wordt geen correlatie



met de slibfractie gevonden. Uit de diversiteitsindices kan men niet afleiden of andere factoren waaronder de sedimentologische onstabiliteit of hydrodynamische verstoring (vb. station 43) deze fluctuaties veroorzaken.

(5) Gebrekkige staalnames kunnen aanleiding geven tot variaties in de diversiteit. Vooral de individuenarme soorten, die een hoofdbestanddeel van het soortenaanbod in een staal kunnen uitmaken en die kwalitatief belangrijk zijn voor de analyse, worden dikwijls onvoldoende bemonsterd (Pielou, 1975).

#### 11.3.2.1.3. Evaluatie

Het gebruik van de  $N_1$  diversiteitsindex als pollutieindicator is omwille van twee redenen niet aangewezen :

- enerzijds kunnen naast pollutie andereomgevingsfactoren (o.a. wijzigingen en onstabiliteit van het sediment, reductie van de saliniteit, hydrodynamische verstoring, predatie) en methodologische limitaties (gebrekkigestaalname) verantwoordelijk zijn voor de verarming van de fauna.

- anderzijds veroorzaakt pollutie en andere verstoring niet steeds of onmiddellijk de reductie van het aantal soorten. Volgens Routledge (1980) is het niet onrealistisch dat bij verstoring kleine, geïsoleerde, gemeenschappen een groot aantal soorten bevatten met een zeer lage abundantie, en slechts één of enkele soorten extreem dominant zijn. Deze individuenarme soorten zouden zich op de rand van extinctie bevinden.

De Stability-time hypothese van Sanders (1968) wordt steeds meer in vraag gesteld. Volgens Caswell (1976) vermindert de diversiteit onder invloed van biologische interacties. Connell (1978), Huston (1979) en Hughes (1984) suggereren dat in stabiele gemeenschappen enkele soorten dominant worden en dat een groot deel van de overige soorten wordt geëlimineerd door competitie. De kennis over de relatie tussen diversiteit en stabiliteit is onvoldoende om aan de hand van de diversiteitsindices eenduidige indicaties voor verstoring te verkrijgen.



#### 11.3.2.2. De dominantie-index

##### 11.3.2.2.1. Resultaten

Shaw et al. (1983) gebruiken de relatieve abundantie van de meest dominante soort (= de dominantie-index) als indicator voor pollutie. Deze index is mathematisch zeer eenvoudig en vereist geen uitgebreide taxonomische kennis.

Aangezien de dominantie-index gecorreleerd is met de slibfractie ( $r_s = 0.3$ ,  $n = 60$ ), worden de stations gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling (zie Tabel 11.1.).

In groep I, II en IV worden geen significant hogere indices gevonden.

De dominantie-index is significant hoger voor (Fig.11.13., Tabel 11.6.) :

- de stations 43 en 46 van de Oosterscheldemonding; station 28 en station 54 (binnen groep III).

- de stations 65 en 67 van de Westerscheldemonding (binnen groep III tot V).

##### 11.3.2.2.2. Discussie

Aan de hand van de Shannon-Wiener-index ( $H'$ ) komen sommige verschillen tussen gemeenschappen niet tot uiting. Betere resultaten worden verkregen op basis van soorten-abundantie-distributies (zie verder). In eerste instantie maken Shaw et al. (1983) gebruik van zogenaamde *ranked species abundance curves* waarbij de relatieve abundantie van elke soort is uitgezet ten opzichte van de soortenrang. De dominantie-index blijkt uiteindelijk voldoende gevoelig te zijn als maat voor deze distributie. Volgens May (1975) is de dominantie-index zelfs beter geschikt dan andere diversiteitsindices (waaronder de Shannon-Wiener-index) als maat voor de verdeling van de individuen over de soorten.

Platt et al. (1984) suggereren dat, in de context van pollutiestudies, de dominantie relevanter is dan de Shannon-Wiener-index. Zowel in Strangford Lough als in Loch Eil (Schotland) is de dominantie groter in de meest gepollueerde en verstoorde gebieden (Shaw et al., 1983). Diversiteitsstatistieken, afgeleid van soorten-abundantie-distributies zijn minder gevoelig voor de in/of exclusie van zeldzame soorten en voor variaties in densiteiten van de meer abundante soorten (Heip et al.,



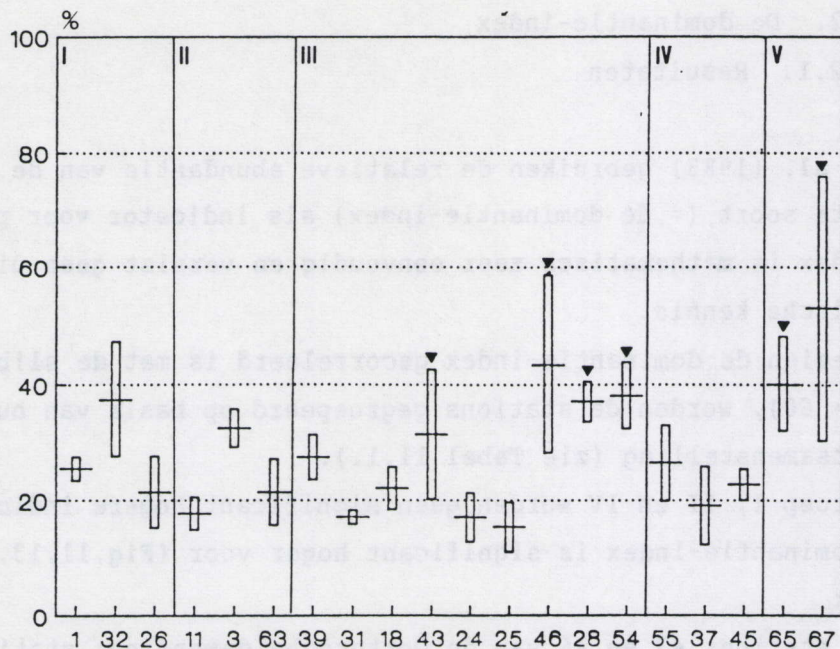


Fig.11.13.: Gemiddelde dominantie-index  $d$  ( $\pm$  S.F.) per station : de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling (zie Tabel 11.1.). De aangeduide stations hebben een significant hogere dominantie-index dan het station met de laagste dominantie-index, behorende tot dezelfde sedimentsgroep.

	1	32	26	11	3	63	39	31	18	43	24	25	46	28	54	55	37	45	65	67
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
32	.	*	.	*	.	.	.	*	.	.	*	*	.	.	.	.	*	.	.	.
26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	.
11	.	.	.	*	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
3	.	.	.	.	.	.	.	*	.	.	*	*	.	.	.	.	*	.	.	.
63	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	.
39	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	.	.	.	.	.	.	.	*	.	.	*	*	*	.	.	.	.	.	*	*
18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	.	.	*	.
43	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	.	.	.	.	.	.	.	.
24	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
46	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	.	.	.
28	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	.	.
54	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*	.	.
55	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	*
45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	*	.
65	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
67	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Tabel 11.6.: Multiële vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de dominantie-index (\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ) (de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling)



1988a). De dominantie-index is wel gevoelig voor de soortenrijkdom, maar volgens Shaw et al. (1983) is het effect verwaarloosbaar wanneer meer dan 30 soorten voorkomen.

In de Voordelta zijn de meest uitgesproken dominanties, met uitzondering van de stations 65, 67 en 46, niet geassocieerd met de meest vervuilde gebieden (Fig. 11.14.). Dezelfde opmerkingen gelden als voor de  $N_1$ -index : enerzijds zijn de effecten van de verschillende omgevingsfactoren, waaronder vervuiling, niet van elkaar te onderscheiden. Anderzijds blijft de vraag of hogere dominanties kenmerkend zijn voor verstoorde gemeenschappen (zie ook de discussie over de diversiteitsindex  $N_1$ ).

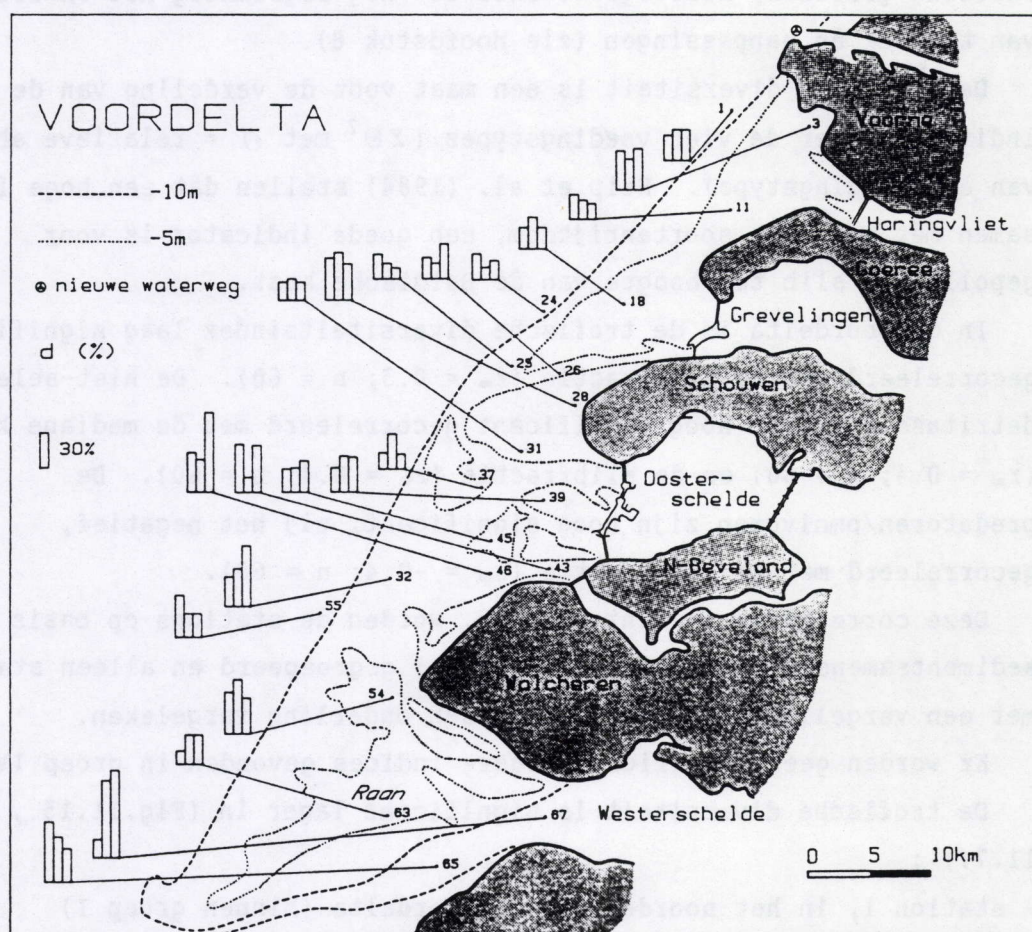


Fig.11.14.: De dominantie-index (d) in de Voordelta per station en per campagne (in volgorde : najaar '84; voorjaar '85 en najaar '85).



### 11.3.2.3. De trofische diversiteit

#### 11.3.2.3.1. Resultaten

Naast de soortensamenstelling hebben ook supraspecifieke eenheden een betekenis voor de structuur van biologische gemeenschappen. Zo bestaat er een relatie tussen de trofische structuur van een gemeenschap en bepaalde activiteiten in het ecosysteem (Frontier, 1985). De soorten van een gemeenschap kunnen worden onderverdeeld in verschillende klassen, waarbij leden van dezelfde groep een zelfde voedingsstrategie vertonen. De indeling van Wieser (1953) in vier voedingstypen op basis van de buccale morfologie van nematoden is tot op zekere hoogte een bruikbare indeling gebleken, niettegenstaande zij nog regelmatig het onderwerp is van kritiek en aanpassingen (zie Hoofdstuk 8).

De trofische diversiteit is een maat voor de verdeling van de individuen over de vier voedingstypes ( $\Sigma \theta^2$  met  $\theta$  = relatieve abundantie van elk voedingstype). Help et al. (1984) stellen dat een hoge index, samen met een lage soortenrijkdom, een goede indicator is voor gepollueerd slib ter hoogte van de Belgische kust.

In de Voordelta is de trofische diversiteitsindex laag significant gecorreleerd met de slibfractie ( $r_s = 0.3$ ;  $n = 60$ ). De niet-selectieve detrituseters zijn hoog significant gecorreleerd met de mediane korrel ( $r_s = 0.4$ ;  $n = 60$ ) en de slibfractie ( $r_s = 0.4$ ;  $n = 60$ ). De predatoren/omnivoren zijn hoog significant, zij het negatief, gecorreleerd met de slibfractie ( $r_s = -0.4$ ;  $n = 60$ ).

Deze correlaties in acht genomen, worden de stations op basis van hun sedimentsamenstelling (zie Tabel 11.1.) gegroepeerd en alleen stations met een vergelijkbaar substraat worden onderling vergeleken.

Er worden geen significant hogere indices gevonden in groep IV.

De trofische diversiteit is significant lager in (Fig.11.15., Tabel 11.7.) :

- station 1, in het noorden van de Voordelta (binnen groep I)
- station 63 op de Vlake van de Raan (binnen groep II)
- de stations 43 en 46 in de Oosterscheldemonding, de stations 39 en 28 ten noorden van de Oosterscheldemonding, station 18 ten noorden van de Grevelingen, en station 54 op de Vlake van de Raan (binnen groep III)
- de stations 65 en 67 in de Westerscheldemonding (binnen groep III tot V).



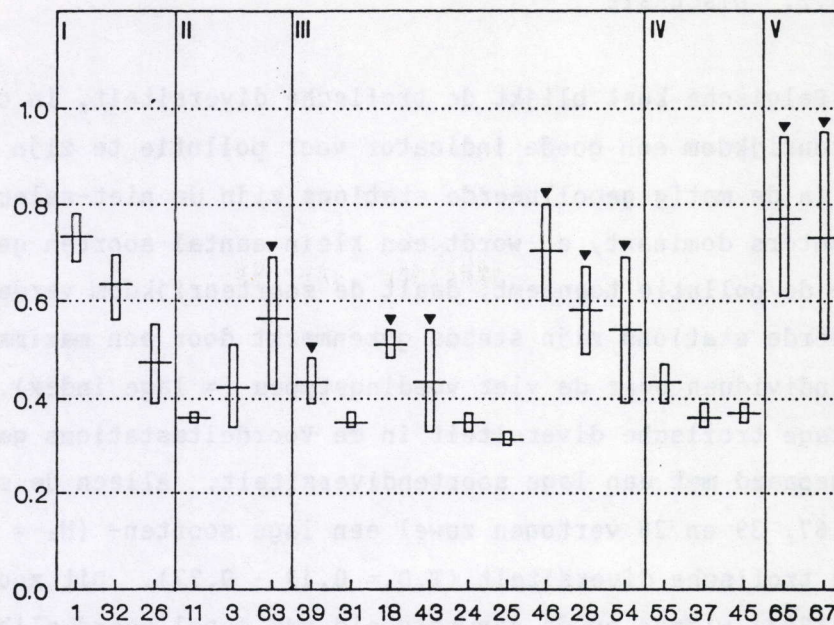


Fig.11.15.: Gemiddelde trofische index T.D. ( $\pm$  S.F.) per station : de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling (zie Tabel 11.1.). De aangeduide stations hebben een significant hogere trofische index dan de stations met de laagste index, behorende tot dezelfde sedimentsgroep.

	1	32	26	11	3	63	39	31	18	43	24	25	46	28	54	55	37	45	65	67
1	.	*		*	*	.	*	*	.	*	*	*	.	.	.	*	*	*	.	.
32		.		*	*	.	*	*	.	*	*	*	.	.	.	.	*	*	.	.
26				*	.	.	.	*	.	.	.	*	*	.	.	.	.	.	.	.
11				.	*		.	.	*	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
3					.		.	.	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
63						.	.	*	.	.	*	*	.	.	.	.	*	*	.	.
39							.	.	.	.	.	*	*	.	.	.	.	.	*	*
31								*	.	.	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
18									*	.	.	.	*	*	*	.	*	*	.	.
43										*	.	.	*	*	*	.	.	.	*	*
24											*	.	*	*	*	.	.	.	*	*
25												*	*	*	*	.	.	.	*	*
46													*	*	*	.	*	*	.	.
28														*	.	.	*	*	.	.
54															*	.	*	*	.	.
55																.	.	.	*	*
37																	.	.	*	*
45																		.	*	*
65																			.	.
67																				.

Tabel 11.7.: Multipele vergelijking van de 20 stations na een Kruskal Wallis-test op basis van de trofische diversiteit (\* zijn significant verschillende stations;  $p = 0.05$ ) (de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling).



#### 11.3.2.3.2. Discussie

Voor de Belgische kust blijkt de trofische diversiteit, in combinatie met de soortenrijkdom een goede indicator voor pollutie te zijn (Heip et al., 1984). In de matig gepollueerde stations zijn de niet-selectieve detrituseters dominant, en wordt een klein aantal soorten gevonden. Naarmate de pollutie toeneemt, daalt de soortenrijkdom verder. De minst gepollueerde stations zijn steeds gekenmerkt door een maximale verdeling van de individuen over de vier voedingstypes (= lage index).

Een lage trofische diversiteit in de Voordeltastations gaat niet altijd gepaard met een lage soortendiversiteit. Alleen de stations 43, 46, 65, 67, 39 en 28 vertonen zowel een lage soorten- ( $N_1 = 5 - 15$ ) als een lage trofische diversiteit ( $T.D. = 0.43 - 0.77$ ). Dit zou volgens Heip et al. (1984) wijzen op de aanwezigheid van gepollueerd slib. De correlatie tussen de trofische diversiteit en pollutie is echter niet eenduidig :

(1) De hogere trofische index in de stations 43, 46, 39 en 28 (Fig.11.16.) wordt tijdens sommige campagnes veroorzaakt door de dominantie van de predatoren/omnivoren, in plaats van de niet-selectieve detrituseters. In Fig.11.17. zijn de relatieve abundanties van de niet-selectieve detrituseters weergegeven. Hieruit blijkt dat significant hogere relatieve abundanties worden gevonden in de stations 63 en 54 op de Vlakte van de Raan, in station 46 van de Oosterscheldegeul, in station 18, en in station 67 van de Westerscheldemonding (en niet in de stations 43, 39 en 28).

(2) Zoals opgemerkt door Raffaelli (1987), kunnen de niet-selectieve detrituseters zeer abundant zijn in organisch rijke milieu's, die niet gepollueerd zijn. In vele studies wordt een positieve correlatie gevonden tussen de niet-selectieve detrituseters en de slib/klei fractie (Wieser, 1959, 1960; Warwick, 1971 en Ward, 1975), onafhankelijk van de aanwezigheid van pollutie. Dit voedingstype, gekenmerkt door een grote ongewapende mondholte, voedt zich immers met fijne detrituspartikels, die geassocieerd zijn met slibrijke plaatsen. Bovendien grazen de niet-selectieve detrituseters vooral op bacteriën (Jensen, 1987a). Hierbij kan opgemerkt worden dat het beschikbaar oppervlak voor bacteriële activiteit groter is bij fijnere zandkorrels (Dale, 1974), en de groei van bacteriën wordt beïnvloed door de hydrodynamiek van het



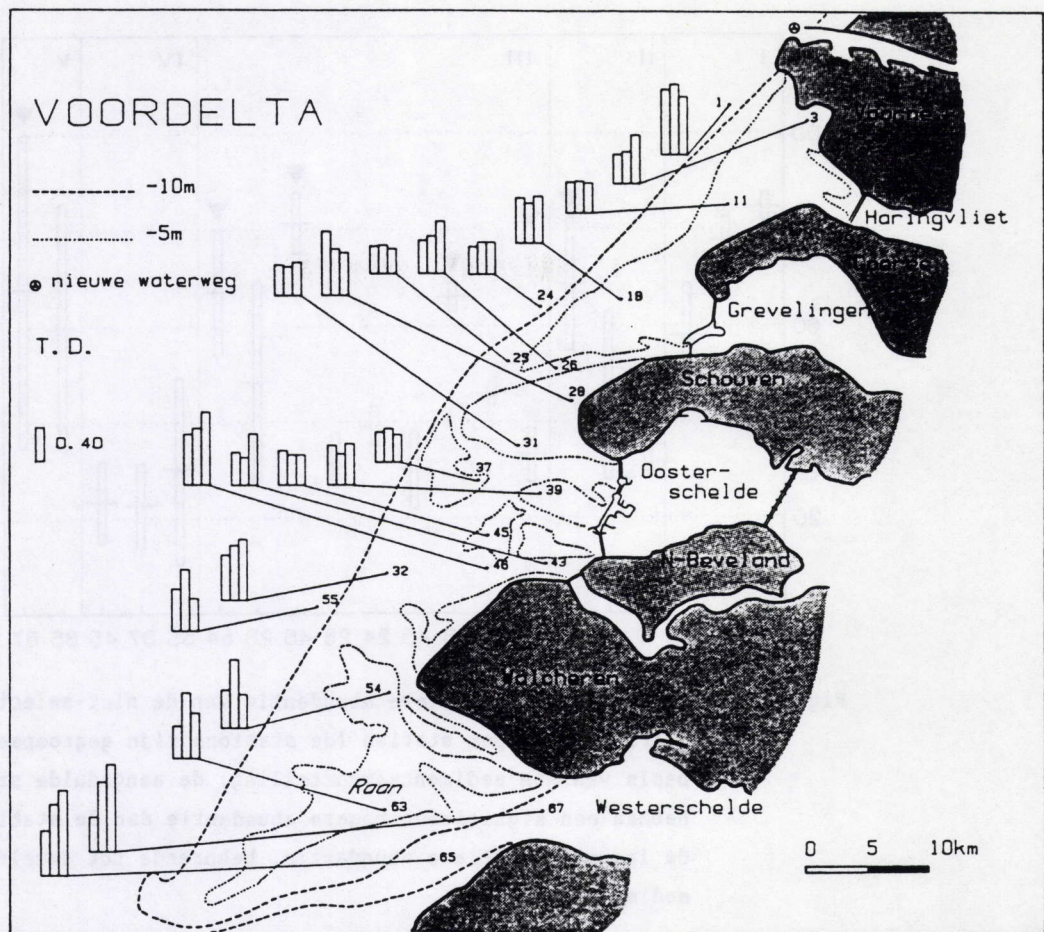


Fig.11.16.: De trofische diversiteit (T.D.) in de Voordelta per station en per campagne (in volgorde : najaar '84; voorjaar '85 en najaar '85).

milieu, welke onrechtstreeks gecorreleerd is met de samenstelling van het sediment (Ravenel en Thistle, 1981). Deze correlatie tussen niet-selectieve detrituseters en de samenstelling van het sediment, bemoeilijkt de interpretatie van de impact van gepollueerd slib.

(3) Ter hoogte van de Belgische kustzone (Heip et al., 1984) is de voedingsgroep 1B met meer dan 90 % vertegenwoordigd in gepollueerd slib. Met uitzondering van de Westerscheldegeul (station 67) worden zulke hoge percentages niet aangetroffen in de Voordelta. Station 67 wordt gekenmerkt door dezelfde sedimentsamenstelling (gekaracteriseerd door tijdelijke slibaccumulaties) en soortensamenstelling (*Daptonema tenuispiculum* dominant en *Ascolaimus elongatus* en *Sabatieria punctata* subdominant) als de Belgische kustzone. In station 65, gekenmerkt door dezelfde nematodengemeenschap, worden gelijkaardige, zij het minder



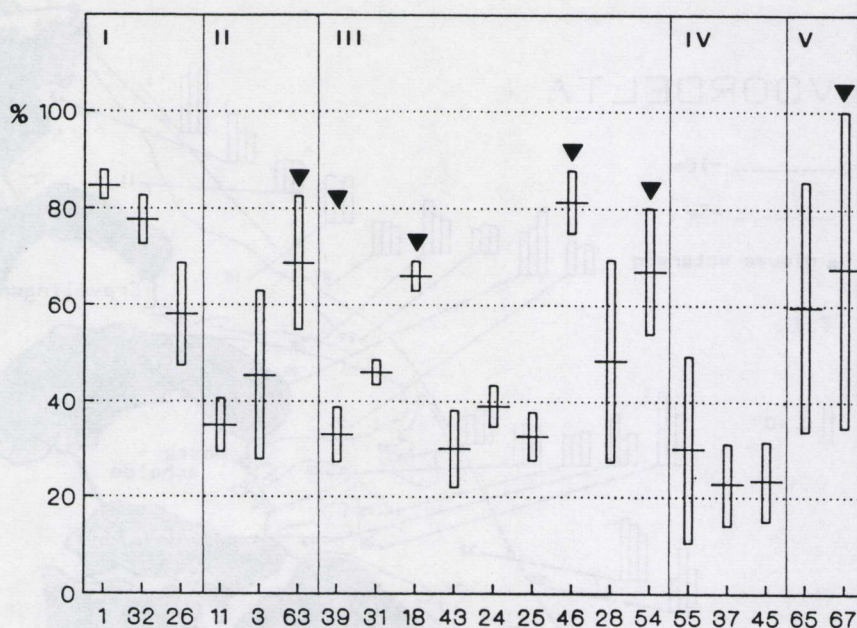


Fig.11.17.: De gemiddelde relatieve abundantie van de niet-selectieve detrituseters per station (de stations zijn gegroepeerd op basis van hun sedimentsamenstelling; de aangeduide stations hebben een significant hogere abundantie dan de stations met de laagste relatieve abundantie, behorende tot dezelfde sedimentsgroep.

extreme, slibaccumulaties aangetroffen. In de overige stations met relatief hoge abundanties van de niet-selectieve detrituseters wordt, op station 46 na, geen gepollueerd slib en ook geen *Daptonema tenuispiculum-Sabatieria punctata*-gemeenschap gevonden. De aanwezigheid van deze gemeenschap is een betere indicator voor gepollueerd slib dan de trofische diversiteit.

(4) De trofische index kan per station zeer sterke fluctuaties in de tijd vertonen (Fig.11.16.), waarvan slechts enkele zijn gecorreleerd met wijzigingen in de samenstelling van het sediment.

5) Sinds het werk van Wieser (1953) werd er reeds meerdere malen kritiek uitgeoefend op de definitie van ecologische eenheden op zuiver morfologische basis (voor een overzicht, zie Hoofdstuk 8). Niettegenstaande haar toepasbaarheid reeds bewezen is, is deze indeling niet correct genoeg om alle correlaties met omgevingsfactoren, zoals sediment-samenstelling en pollutie, te verklaren. Meer kennis over de soms zeer soortenspecifieke voedselselectie en voedingsstrategie is nodig.



De meest recente herindeling werd gemaakt door Jensen (1987a). Enerzijds wordt geen onderscheid meer gemaakt tussen selectieve en niet-selectieve detrituseters. Anderzijds worden de aaseters of omnivoren onderscheiden van de predatoren. Tot de aaseters behoren de families Oncholaimidae en Enchelidiidae. Vooral de juvenielen van deze families voeden zich met afstervend planten- en dierenmateriaal, terwijl de adulten zich facultatief als predatoren gedragen. Ze produceren grote hoeveelheden mucus waarmee detrituspartikels worden samengekit. Ook voeden ze zich met opgelost organisch materiaal (Jensen, 1987a).

#### 11.3.2.3.3. Evaluatie

Zeer hoge abundanties (> 90 %) van de niet-selectieve detrituseters en een zeer lage soortendiversiteit is een goede indicator voor gepollueerd slib in de Voordelta. In de overige gevallen is de trofische index niet bruikbaar als indicator van pollutie.

#### 11.3.3. Soorten-abundantie-distributies

##### 11.3.3.1. De lognormale methode

Variatie in diversiteitsindices wordt toegeschreven aan verschillende factoren, waaronder de structuur en de stabiliteit van de omgeving, tijd, competitie en predatie (Gray, 1974). De impact van pollutie kan niet onafhankelijk van deze factoren bepaald worden. Daarom vereist pollutiemonitoring in dit geval geschikte referentiestalen. In afwezigheid van pollutie moet de bestudeerde gemeenschap -wat de beschouwde parameters betreft- identiek zijn aan zijn referentiegemeenschap. Andere factoren dan pollutie mogen niet verantwoordelijk zijn voor eventuele verschillen. Bruikbare referentiestalen zijn afkomstig van hetzelfde station, maar bemonsterd voor dat enige vorm van pollutie heeft plaatsgevonden, alhoewel er ook rekening moet worden gehouden met natuurlijke temporele variaties. Daar pollutie in plaats en tijd onvoorspelbaar is, en door het gebrek aan ecologische (monitoring-) 'pre-pollutiestudies' van het meiobenthos, is men echter meestal aangewezen op het gebruik van referentiestalen, afkomstig uit andere, abiotisch vergelijkbare, gebieden.

Verder worden aan de hand van diversiteitsindices wel trends waargenomen, maar door de reductie van een hoeveelheid gegevens tot één



enkele waarde, worden sommige verschillen tussen gemeenschappen, zeker in het geval van stalen met een klein aantal soorten, niet uitgedrukt door deze indices (May, 1975; Frontier, 1985).

Meer informatie over de structuur van de gemeenschap wordt verkregen op basis van frekwentiedistributies van soortenabundanties (May, 1975). Bovendien, indien de soorten-abundantierelatie van een onverstoorde gemeenschap steeds op een zelfde wijze is verdeeld, is elke afwijking van deze distributie een maat voor het effect van verstoring. Hierdoor is het gebruik van referentiegemeenschappen niet strikt noodzakelijk.

Voor een overzicht van de bestaande soorten-abundantiedistributies wordt verwezen naar May (1975), Pielou (1975) en Frontier (1985). Voor grote stalen van heterogene of soortenrijke gemeenschappen werd op empirische basis een lognormale distributie gevonden (Preston 1948; 1962), en ook regelmatig in de natuur geobserveerd (May, 1975).

De lognormale distributie is theoretisch gebaseerd op het gegeven dat onder natuurlijke omstandigheden populaties eerder geometrisch toenemen dan aritmetisch en dat de effecten van onderling onafhankelijke omgevingsfactoren elkaar versterken. Op basis van het 'Central Limit' theorema ("in essentie zijn alle additieve, statistische distributies asymptotisch Gaussiaans of normaal verdeeld") wordt uiteindelijk een lognormale distributie gevormd (May, 1975).

Gray en Mirza (1979) gaan er van uit dat in een (niet-gestructureerde) equilibriumgemeenschap het aantal individuen per soort constant is en de soorten-abundantiedistributie normaal verdeeld is onder invloed van een groot aantal stochastische (zowel biotische als abiotische) factoren. Wanneer het effect van één of enkele, aan elkaar gecorreleerde, factoren, (vb. pollutie) gaat domineren op alle ander factoren dan wordt de gemeenschap zodanig gestructureerd dat er niet langer een lognormale verdeling wordt gevonden (May, 1975 en Gray en Mirza, 1979). Bij lichte pollutie worden enkele soorten meer abundant waardoor de lognormale distributie wordt verstoord. De dominantie van één of enkele soorten neemt toe naarmate het effect van de verstoringfactor groter wordt. Na een bepaalde stress-periode, bereikt de gemeenschap opnieuw een evenwichtstoestand en wordt de lognormale distributie hersteld, zij het dat de curve een minder steile helling vertoont en gespreid is over meer geometrische klassen (Gray en Mirza, 1979).

De lognormale methode staat echter ter discussie. Gray en Mirza (1979; Gray, 1981) wijzen zelf op mogelijke, vooral praktische,



bependingen van deze methode. Verder trekken vooral Lamshead et al. (1983), Platt en Lamshead (1985) en Shaw et al. (1983), in het offensief tegen het gebruik van de lognormale methode in pollutiestudies. Tenslotte wordt in het kader van de discussie omtrent de relatie tussen diversiteit en stabiliteit, de theoretische basis van de lognormale methode in vraag gesteld door verscheidene auteurs (o.a. Caswell, 1976; Routledge, 1980 en Hughes, 1984). De voornaamste kritiek wordt hieronder samengevat :

(1) De stalen moeten groot genoeg zijn opdat alle soorten binnen de bestudeerde zone bemonsterd zouden zijn. Als de stalen te klein zijn, wordt als gevolg van patch-vorming, geen lognormale distributie teruggevonden (Gray en Mirza, 1979).

Preston (1962) suggereerde reeds dat een staal van 40000 individuen en 200 soorten volstaat om een lognormale distributie aan te tonen. In de meeste studies, waaronder ook deze, is het soortenaantal in de monsters onvoldoende (Platt et al., 1984).

In tegenstelling tot May (1975) die de lognormale distributie beschouwt als een statistische wet die geldt voor grote aantallen, zonder enige biologische of ecologische betekenis, geven Ugland en Gray (1982) voor het gebruik van grote en heterogene stalen in de lognormale methode een biologische argumentatie : elke gemeenschap bestaat uit verschillende soortengroepen, die elk aan een bepaald habitat zijn aangepast. In het geval van een equilibriumgemeenschap wordt door integratie van de verspreiding van deze groepen een lognormale distributie gevonden. Bij verstoring veranderen de abundanties van vele soorten, waardoor de soortenabundantiecurve verschillende maxima gaat vertonen en niet langer een lognormale verdeling wordt gevonden. Dit model geldt uitsluitend voor grote stalen waar de soorten-abundantiedistributie over de verschillende patches wordt gesommeerd. Kleinschalige patronen worden ondermeer beïnvloed door predatie, competitie en differentiële mortaliteit (Ugland en Gray, 1982). Dergelijke grote staalnamen zijn vaak uitgesloten omwille van praktische redenen, waardoor de neiging ontstond om stalen, afkomstig uit verschillende plaatsen of uit verschillende periodes, samen te voegen. Dergelijke procedure resulteert volgens Whitaker (1975) evengoed in een lognormale verdeling. Volgens Shaw et al. (1983) is een mogelijke verklaring hiervoor dat elk staal op zich wordt beïnvloed door één of enkele, onderling gecorreleerde, factor(en) (en dus niet lognormaal verdeeld is). Wanneer deze stalen



worden samengevoegd, gaan de factoren op multiplicatieve wijze inwerken (= randomness) waardoor een lognormale distributie wordt gevormd. De interpretatie van dergelijke distributies kan misleidend zijn.

(2) Deviaties van de lognormale distributie zijn niet steeds het gevolg van pollutie maar kunnen ook worden veroorzaakt door natuurlijke effecten zoals hydrodynamische verstoring, onstabiliteit van het substraat, e.a. (Mirza en Gray, 1979; Shaw et al., 1983).

(3) Over de theoretische basis van de lognormale methode bestaat geen eenduidigheid. Deze wordt onder andere in opspraak gebracht door Caswell (1976) in zijn 'neutraal model' (zie verder), dat gebaseerd is op een eliminatie van alle mogelijke biologische interacties. Volgens Caswell (1976) is de diversiteit in stabiele gemeenschappen klein omdat onder invloed van interspecifieke interacties enkele soorten dominant worden en een groot deel van de overige soorten wordt geëlimineerd. Platt en Lambshead (1985) suggereren in deze context dat de vereiste randomness waarschijnlijk nooit aanwezig is in de natuur en er altijd wel één of enkele factoren determinerend zijn. Deze theorie sluit aan bij die van Hughes (1984). In tegenstelling tot wat Gray en Mirza (1979) vooropstellen, zijn opportunistische of pioniergemeenschappen, welke gecontroleerd worden door densiteitsonafhankelijke factoren, gekarakteriseerd door een lognormale distributie. In de afwezigheid van niet-tolerante soorten, is de populatiegroei van de overblijvende soorten niet langer beperkt, aldus Hughes (1984).

Aangezien onze stalen in densiteit zowel als in soortenrijkdom niet voldoen om toepassing van de lognormale methode toe te laten, is deze paragraaf beperkt tot een overzicht van de bestaande literatuur. Hieruit blijkt dat een lognormale verdeling van de soortenabundanties niet steeds relevant is voor onverstoorde gemeenschappen en dat deze methode in onze studie slechts zou leiden tot hoogst speculatieve resultaten.

#### 11.3.3.2. K-dominantie curven

##### 11.3.3.2.1. Resultaten

Volgens Shaw et al. (1983) zijn relatieve soorten-abundantie-curven (RSA) en de daarvan afgeleide dominantie-indices (zie paragraaf 11.3.2.2. van



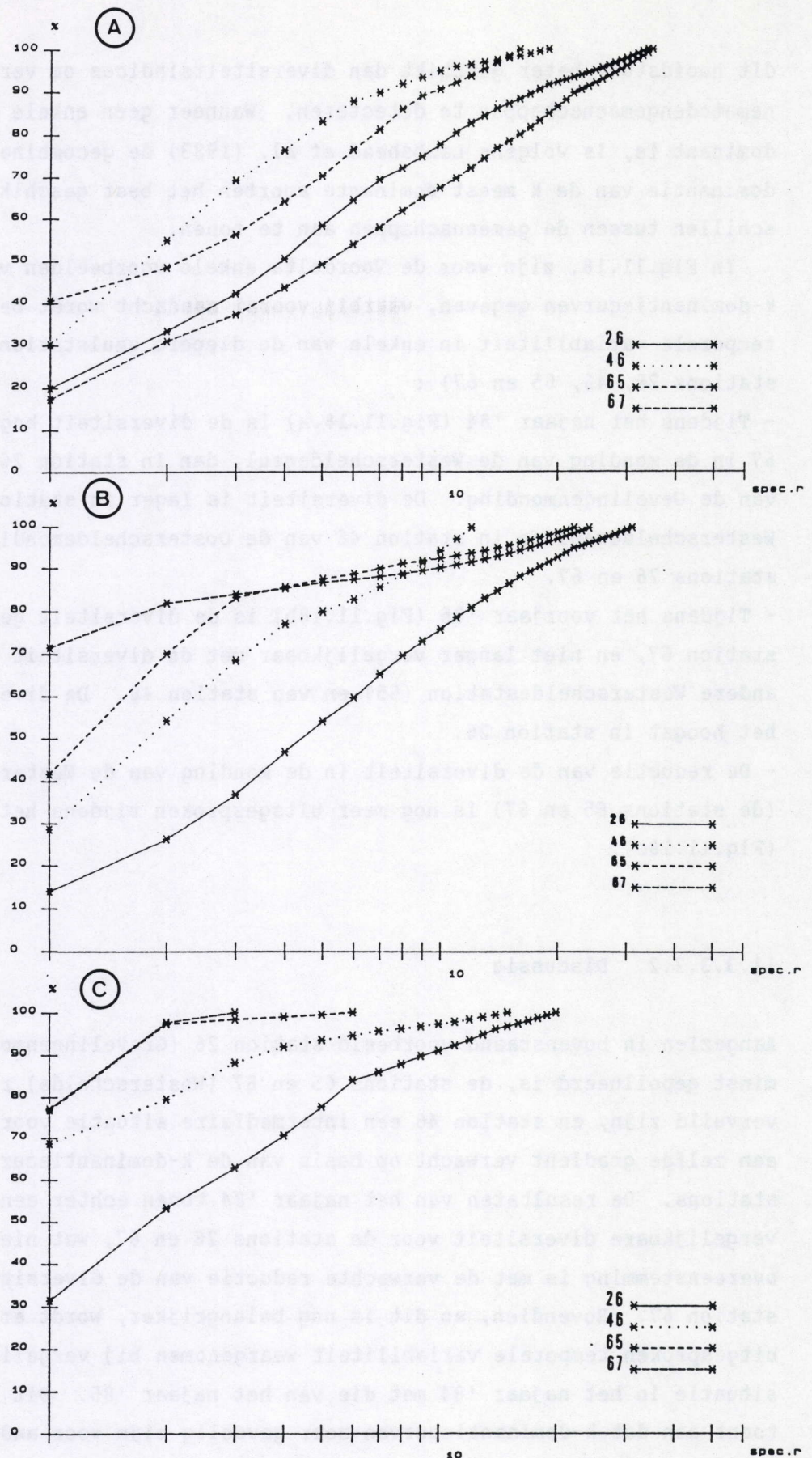


Fig.11.18.: K-dominantie-curve van station 26 voor de monding van de Grevelingen, station 46 in de Oosterscheldemonding, en de stations 65 en 67 in de Westerscheldemonding tijdens (a) het najaar '84, (b) het voorjaar '85 en (c) het najaar '85.



dit hoofdstuk) beter geschikt dan diversiteitsindices om verstoring in nematodengemeenschappen te detecteren. Wanneer geen enkele soort extreem dominant is, is volgens Lambshead et al. (1983) de gecombineerde dominantie van de k meest dominante soorten het best geschikt om verschillen tussen de gemeenschappen aan te tonen.

In Fig.11.18. zijn voor de Voordelta enkele voorbeelden van k-dominantiecurven gegeven, waarbij vooral aandacht wordt besteed aan de temporele variabiliteit in enkele van de diepere geulstations (nl. de stations 26, 46, 65 en 67) :

- Tijdens het najaar '84 (Fig.11.18.a) is de diversiteit hoger in station 67 in de monding van de Westerscheldegeul, dan in station 26 ter hoogte van de Gevelingenmonding. De diversiteit is lager in station 65 van de Westerscheldegeul en in station 46 van de Oosterscheldemonding dan in de stations 26 en 67.
- Tijdens het voorjaar '85 (Fig.11.18b) is de diversiteit gereduceerd in station 67, en niet langer vergelijkbaar met de diversiteit van het andere Westerscheldestation (65) en van station 46. De diversiteit is het hoogst in station 26.
- De reductie van de diversiteit in de monding van de Westerscheldegeul (de stations 65 en 67) is nog meer uitgesproken tijdens het najaar '85 (Fig.11.18c).

#### 11.3.3.2.2. Discussie

Aangezien in bovenstaand voorbeeld station 26 (Grevelingenmonding) het minst gepollueerd is, de stations 65 en 67 (Westerschelde) relatief sterk vervuild zijn, en station 46 een intermediaire situatie voorstelt, wordt een zelfde gradiënt verwacht op basis van de k-dominantiecurven van deze stations. De resultaten van het najaar '84 tonen echter een vergelijkbare diversiteit voor de stations 26 en 67, wat niet in overeenstemming is met de verwachte reductie van de diversiteit in station 67. Bovendien, en dit is nog belangrijker, wordt er een zeer uitgesproken temporele variabiliteit waargenomen bij vergelijking van de situatie in het najaar '84 met die van het najaar '85. Dit voorbeeld toont aan dat k-dominantiecurven zeer gevoelig zijn voor andere factoren, dan alleen pollutie (zoals bv. de sterk veranderende sedimentsamenstelling in station 67 over de drie campagnes). Zodoende wordt de grote spatio-temporele variabiliteit van de soortenrijkdom en de dominantie in



de nematodengemeenschappen van de Voordelta extra benadrukt, waardoor vergelijking van de stations praktisch onmogelijk wordt.

Gee et al. (1985) vinden aan de hand van k-dominantiecurven geen verschillen in de diversiteit van de nematodengemeenschappen over het verloop van een experimenteel opgezette, organische gradiënt. De evenness-index is wel significant hoger in de aangerijkte boxen in vergelijking tot de controles.

In het Hunterestuarium (Australië) kan de diversiteit (bepaald d.m.v. k-dominantie) tijdens bepaalde perioden groter zijn in een gepollueerd dan in een onverstoord gebied (Hodda en Nicholas, 1986). De k-dominantiecurve wordt waarschijnlijk sterk beïnvloed door andere factoren dan pollutie waardoor de nood aan goede referentiestalen actueel blijft. Volgens Hodda en Nicholas (1986) is de belangrijkste tekortkoming van deze methode de onstabiliteit in de relatieve abundantie van de meest algemene en opportunistische soorten.

Lambshead (1986) vindt aan de hand van k-dominantiecurven geen verschillen tussen gecontamineerde en niet-gecontamineerde stations in het Clyde-estuarium (Schotland).

Uiteindelijk blijft de argumentatie die reeds is aangehaald bij de diversiteits- en evennessindices gelden :

- Verstoring tengevolge van pollutie is niet onderscheidbaar van andere vormen van verstoring.
- Het blijft een open vraag of een meer uitgesproken dominantie steeds gecorreleerd is met verstoring van het milieu.

#### 11.3.3.2.3. Evaluatie

K-dominantiecurven zijn bruikbaar om de structuur van verschillende nematodengemeenschappen onderling te vergelijken. In een dynamisch gebied zoals bijvoorbeeld de Westerschelde is de temporele variabiliteit echter zo groot dat het moeilijk blijft de impact van pollutie aan de hand van k-dominantiecurven te evalueren.



#### 11.4. Neutraal model

Niettegenstaande de relatie tussen diversiteit en verstoring nog steeds een actueel onderwerp van discussie is, wordt in vele studies een lage diversiteit en/of een meer uitgesproken dominantie nog steeds beschouwd als een geschikte indicator van verstoring (zie hoger). In deze context ontwikkelde Caswell (1976) een neutraal model waarbij alle factoren die de soortenabundantie beïnvloeden (waaronder competitie), worden geëlimineerd. Voor elke biologische associatie wordt een V-index berekend op basis van het verschil tussen de geobserveerde diversiteit ( $H'$ ) en een theoretische diversiteit, die wordt bekomen na eliminatie van alle mogelijke biologische interacties. Een gemeenschap is niet neutraal wanneer deze index verschilt van nul (d.i. theoretische en geobserveerde diversiteit zijn niet aan elkaar gelijk). Toepassing van dit model toont aan dat de diversiteit kleiner is dan verwacht in afwezigheid van biologische interacties (Caswell, 1976).

Platt en Lambshead (1985) evalueren het gebruik van het neutraal model voor verschillende taxonomische groepen, verschillende soorten verstoring en verschillende geografische gebieden. Afhankelijk van de aard en de mate van verstoring wordt een positieve of negatieve afwijking van de V-index vastgesteld. Volgens Platt en Lambshead (1985) zijn deze resultaten een ondersteuning van de hypothese over de relatie tussen diversiteit en verstoring die door Connell (1978) en Huston (1979) wordt gesuggereerd : een onverstoorde gemeenschap is gekenmerkt door een lage diversiteit als gevolg van competitieve exclusie ( $V = 0$ ). Bij verstoring neemt de diversiteit in eerste instantie toe ( $V > 0$ ) doordat competitieve exclusie wordt verhinderd. Verdere verstoring reduceert de diversiteit door het catastrofaal effect op sommige soorten (Connell, 1978; Huston 1979).

Aangezien de implementatie van het programma van Lambshead en Platt (1988) op onze computerconfiguratie nog niet op punt staat, kon deze methode vooralsnog niet worden toegepast op de Voordelta-gegevens.

Niettegenstaande de potentiële monitoring-mogelijkheden van soortgelijke modellen, kan de vraag gesteld worden of dergelijke, meestal verregaand reducerende, modellen een aanvaardbare benadering van de werkelijkheid zijn. Volgens Routledge (1980) is er geen nood aan dergelijke strikte modellen, maar eerder aan theorieën die een brede waaier van voorspellingen toelaten op basis van een beperkte set input-parameters, die voldoende empirisch gestoffeerd zijn. Zo kunnen



bijvoorbeeld in zeer ongunstige omstandigheden geïsoleerde gemeenschappen een groot aantal soorten op de rand van extinctie bevatten, met daarnaast slechts enkele zeer dominante soorten. Dergelijk patroon is echter ook typisch, doch op basis van geen enkel bestaand model te onderscheiden van het voorgaande, voor stabiele, onverstoorde gemeenschappen (Routledge, 1980; Hughes, 1984). De aanwezigheid van soorten met verschillende tolerantiegrenzen maakt het effect van continue stress op soorten-abundantiedistributies moeilijk voorspelbaar (Hughes, 1984). Deze modellen zijn geen vervanging voor de specifieke soortensamenstelling van de gemeenschappen (Hughes 1984; Hodda en Nicholas, 1986).



biologisch in zeer geringe mate afhankelijk van de omstandigheden. Het is een zeer flexibel systeem op de land van extensie. Het is een systeem dat zeer dominante soorten. Het is een systeem dat op basis van een enkel bestand model te onderscheiden van het voorgaande, voor stabiele, overstaande gemeenschappen (Kohlenstein, 1960; Hubert, 1961). De aanwezigheid van soorten met verschillende levensduur maakt het effect van continue stress op soorten-afstandeafhankelijk mogelijk voorafgegaan (Hubert, 1961). Deze modellen zijn geen vervanging voor de experimentele toetsing van de gemeenschap (Hubert, 1961; Kohlenstein, 1961).



## **DEEL V : Habitatspreferentie van de dominante Soorten**



## 12. HABITATSPREFERENTIE VAN DE DOMINANTE SOORTEN

### 12.1. Inleiding

De meeste ecologische studies van sublittorale nematodengemeenschappen beschrijven de relatie tussen de structuur en de soortensamenstelling van deze gemeenschappen en de aard van hun habitat (o.a. Wieser, 1960; Warwick en Buchanan, 1970; Ward, 1973; Lorenzen, 1974; Juario, 1975; Tietjen, 1980a; Herman et al., 1985; en ook deze studie (zie Hoofdstuk 7)). Het resultaat van dergelijk onderzoek is meestal dat voor elk habitatstype, dat binnen een bepaald studiegebied wordt onderscheiden, een min of meer typische soortenassociatie kan beschreven worden (zie discussie Hoofdstuk 7). Er wordt zelfs enige vorm van parallellisme vastgesteld tussen de nematodengemeenschappen (weliswaar op genus- of familieniveau) van gelijkaardige habitaten, die echter afkomstig zijn uit verschillende geografische gebieden (zie ook discussie Hoofdstuk 7).

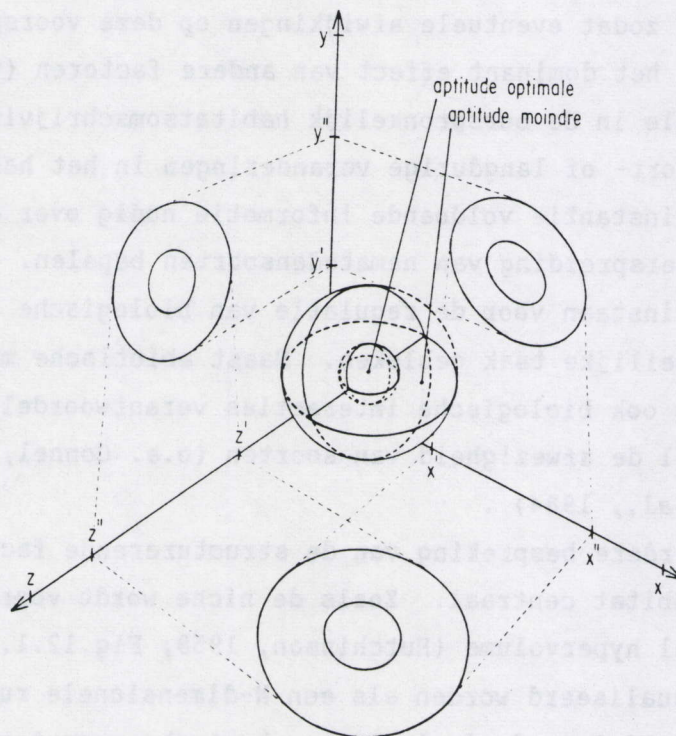
Daarnaast kan nu de vraag gesteld worden in hoeverre voorspellingen kunnen gedaan worden over de aanwezigheid (niet over densiteiten of relatieve abundanties) van bepaalde nematodensoorten in een gegeven habitatstype, zodat eventuele afwijkingen op deze voorspellingen een maat zijn (1) voor het dominant effect van andere factoren (vb. vervuiling) dan diegene die in de oorspronkelijk habitatsomschrijving zijn beschouwd, of (2) voor kort- of langdurige veranderingen in het habitat. Daarvoor is in eerste instantie voldoende informatie nodig over de factoren die de horizontale verspreiding van nematodensoorten bepalen. Identificatie van factoren die instaan voor de regulatie van biologische gemeenschappen is echter een moeilijke taak gebleken. Naast abiotische milieufactoren kunnen immers ook biologische interacties verantwoordelijk zijn voor de aan- en vooral de afwezigheid van soorten (o.a. Connel, 1975; Wiens, 1977 en Strong et al., 1984) .

In de verdere bespreking van de structurerende factoren staat dus het begrip habitat centraal. Zoals de niche wordt voorgesteld door een N-dimensioneel hypervolume (Hutchinson, 1959; Fig.12.1.), kan ook het habitat gevisualiseerd worden als een N-dimensionele ruimte, waarbij elke as wordt bepaald door de fysische en chemische omgevingsfactoren (Whitaker et al., 1973). De densiteit van elke soort vertoont dan een unimodale Gause-verdeling over elke habitatsgradient. De soort heeft immers geen ongelimiteerde spreiding over het habitat-hypervolume.



Eenzijds kan de soort beperkt worden in haar verspreiding door interacties met andere soorten. In de jaren '60 legden vooral McArthur en zijn medewerkers zich toe op de theoretische benadering van het belang van competitie in de gemeenschap. Volgens hen kan het begrip niche slechts begrepen worden door rekening te houden met het effect van competitie. Zoals Hutchinson (1959) als eerste een onderscheid maakte tussen de preinteractieve of potentiële niche en de postinteractieve of gerealiseerde niche, wordt er ook op dezelfde basis een onderscheid gemaakt tussen het potentiële en het gerealiseerde habitat.

Anderzijds kan de omgeving tijdelijk ongunstig worden voor de soort (Whitaker et al., 1973). In deze context worden generalisten of eurytope soorten gedefinieerd als soorten met een flexibel genotype, waardoor ze zich gemakkelijk over een brede range van een aantal of alle parameters kunnen aanpassen aan veranderende omstandigheden. Specialisten of stenotop soorten daarentegen, zijn soorten die een eerder beperkt deel van het habitat-hypervolume zullen innemen. (Blondel en Bourliere, 1979).



**Fig.12.1.: Model van een hypervolume-niche in een drie-dimensionele hypothetische ruimte (x, y, z) (uit Blondel en Bourliere, 1979).**



In dit hoofdstuk worden enkele dimensies van het habitat van de meest abundante soorten van de Voordelta beschreven aan de hand van hun verspreiding over verschillende horizontale omgevingsgradiënten. Zoals eerder vermeld, kan door interspecifieke interacties een deel van het potentieel habitat onexploiteerbaar worden voor bepaalde soorten. Om de habitatspreferentie van een soort te kennen is het nodig het effect van deze interspecifieke activiteiten in te schatten.

Er zijn weinig gegevens die het belang van competitie in de horizontale verspreiding van nematodengemeenschappen aantonen. Er bestaan een aantal methoden die nagaan of het samen voorkomen van soorten toevallig is. Er kan bijvoorbeeld worden getest in hoeverre het aantal geobserveerde soorten gelijk is aan het aantal verwachte soorten, uitgaande van een willekeurige verspreiding van de soorten (Pielou, 1977; Connor en Simberloff, 1979; 1984). Gilpin en Diamond (1982; 1984) wijzen er echter op dat naast competitie, factoren zoals gerichte kolonisatieprocessen en specifieke habitatspreferenties evengoed verantwoordelijk kunnen zijn voor de niet-willekeurige coëxistentie van soorten. De nul-hypothese dat het samenvoorkomen van soorten in afwezigheid van competitie willekeurig is, is onaanvaardbaar, aldus Gilpin en Diamond (1984). In een alternatieve benadering wordt nagegaan of het al of niet samen voorkomen van soorten kan verklaard worden aan de hand van correlaties met het abiotische milieu. Hierbij moet wel rekening worden gehouden met het fundamentele probleem, dat deze correlatie gebaseerd is op veldgegevens, die zelf het resultaat zijn van een lange voor-geschiedenis onder invloed van evolutie en competitie (Gilpin en Diamond, 1984). In hoofdstuk 8 werd reeds gesuggereerd dat competitie een mogelijke selectieve druk uitoefent naar specifieke verticale distributiepatronen van soortenpopulaties in het sediment, terwijl de horizontale verspreiding uitsluitend afhankelijk is van fysische factoren (Connell, 1980; Fleeger en Decho, 1987). Dergelijke stelling is echter moeilijk te bewijzen.

De structurerende rol van predatoren en hun effect op nematodengemeenschappen is onvoldoende gedocumenteerd. Het verstoringseffect, veroorzaakt door predatoren, is meestal moeilijk te interpreteren ten gevolge van seizoenale variaties en jaarlijkse fluctuaties van de nematodendensiteiten (Dayton 1984). De experimenten van Bell en Coull (1978) tonen aan dat in aanwezigheid van de crustacee *Palaemonetes pugio*, een mogelijke predator/verstoorder van meiofauna, de nematodendensiteiten significant lager zijn. Het ontbreken van een verschuiving in soorten-



dominantie en diversiteit na de activiteit van deze decapode, doet veronderstellen dat de predatie willekeurig is en nematodensoorten worden gepredateerd in evenredigheid tot hun abundantie (Bell en Coull, 1978). Nematoden worden ook nog door andere taxa geconsumeerd (zowel meio- benthische als macrobenthische; zie ook Hoofdstuk 10). In hoeverre dat dit selectief gebeurt is echter nog niet aangetoond.

Het belang van interspecifieke interacties in nematodengemeenschappen is tot nu nog niet duidelijk. Wel laten bovenstaande gegevens toe te veronderstellen dat noch competitie, noch predatie een directe en drastische impact hebben op de horizontale distributie van een soort. Er kan dus gesteld worden dat aan de hand van de verspreiding van een soort zoals die wordt geobserveerd, een goed beeld van haar habitat wordt verkregen.

De belangrijkste omgevingsgradiënten, op basis waarvan de verspreiding van de dominante soorten in de Voordelta wordt besproken, zijn sedimentsamenstelling en diepte. Zoals in eerder gerefereerde studies (zie p 267 bovenaan) is ook in de Voordelta de sedimentsamenstelling het meest uitgesproken en eenduidig gecorreleerd met de structuur van de interstitiële-levende nematodengemeenschappen. Het sediment is waarschijnlijk de meest representatieve parameter voor het gezamenlijk effect van alle mogelijke habitatsdimensies die de uiteindelijke structuur van een gemeenschap bepalen (Gray, 1974; Fleegeer en Decho, 1987). Immers, zowel de beschikbare interstitiële ruimte, de gas- en nutriëntenuitwisseling met diepere sedimentslagen, de hydrodynamiek in het milieu (op micro- en macroschaal) en het voedselaanbod zijn op een directe of indirecte wijze gecorreleerd met de mediane korrelgrootte, de sortering van het sediment en de grootte van de grint- en de slibfractie. Aangezien de Voordelta bodemmorfolologisch een zeer heterogeen gebied is, bestaande uit ondiepe platen afgewisseld met diepere geulen, is ook de diepte een belangrijke habitatsdimensie, welke een indirecte maat is voor de heersende hydrodynamiek en het voedselaanbod in het milieu. Daarnaast zijn over de relatie tussen het voorkomen van een soort enerzijds, en de sedimentsamenstelling en de diepte anderzijds, de meeste literatuurgegevens beschikbaar, dit in tegenstelling tot de relatie met hydrodynamische parameters en het voedselaanbod, die slechts zelden in soortgelijke studies wordt beschouwd.

In totaal zijn 50 soorten uitgeselecteerd voor verdere studie (een alfabetische lijst wordt gegeven in Tabel 12.1.). Deze zijn :



soort	sortering		med.korrel		slib		grint		diepte	
	K	p	K	p	K	p	K	p	K	p
A. elongatus (Ae)	-		7.73	0.0050	3.89	0.0480	-		-	
A. helgolandicus (Ah)	4.11	0.0420	-		-		-		5.48	0.0192
B. capacosus (Bc)	9.01	0.0020	-		14.48	0.0001	12.85	0.0003	21.75	0.0000
C. parahonestus (Cp)	-		-		-		7.64	0.0057	4.71	0.0300
C. tardus (Ct)	-		13.08	0.0003	-		4.03	0.0445	-	
C. salicaniensis (Cs)	-		4.62	0.0315	7.38	0.0066	-		-	
D. fistulatum (Df)	-		17.11	0.0000	4.02	0.0447	4.63	0.0313	-	
D. gelana (Dg)	-		5.20	0.0225	-		-		-	
D. kornoeense (Dk)	6.12	0.0134	18.69	0.0000	-		5.86	0.0155	-	
D. proprium (Dp)	-		7.93	0.0049	13.47	0.0002	-		5.52	0.0188
D. riemanni (Dr)	-		-		4.85	0.0270	-		-	
D. stylosum (Ds)	-		-		15.13	0.0001	11.00	0.0009	11.30	0.0008
D. tenuispiculum (Dt)	6.63	0.0100	-		-		-		18.12	0.0000
D. xyaliforme (Dx)	-		7.31	0.0068	-		-		4.20	0.0404
D. albaensis (Da)	-		11.54	0.0007	-		-		-	
D. cucullata (Dc)	-		-		-		-		12.52	0.0004
D. hyalocheile (Dh)	-		22.65	0.0000	-		9.28	0.0023	-	
E. spiculohamatus (Es)	-		5.34	0.0208	-		-		-	
E. propinquus (Ep)	-		-		22.73	0.0000	-		25.88	0.0000
G. longicaudatus (Gl)	-		7.99	0.0047	12.81	0.0003	-		10.99	0.0009
H. setosus (Hs)	-		4.73	0.0295	-		-		14.58	0.0001
L. aphanothecae (La)	-		11.17	0.0008	-		-		-	
M. diplochma (Md)	-		7.92	0.0049	11.33	0.0008	-		4.78	0.0286
M. aduncus (Mal)	9.37	0.0022	5.52	0.0188	-		11.04	0.0009	7.90	0.0049
M. scanicus (Ms)	-		8.60	0.0034	-		3.96	0.0465	5.78	0.0161
M. acinaces (Ma2)	-		-		5.80	0.0160	-		4.54	0.0330
M. conothelis (Mc)	-		-		4.63	0.0313	4.11	0.0425	4.57	0.0324
M. marinus (Mm)	7.03	0.0080	-		-		-		-	
M. ostracion (Mo)	-		-		10.15	0.0014	8.23	0.0041	16.40	0.0001
N. munita (Nm)	-		-		-		-		-	
O. rectangula (Or)	-		-		-		-		-	
O. perfectus (Op)	-		4.81	0.0282	9.11	0.0025	-		5.15	0.0232
P. thaumasius (Pt)	-		-		-		-		-	
P. pentodon (Pp)	-		-		-		-		-	
P. macramphis (Pm)	-		13.00	0.0004	6.89	0.0086	-		7.73	0.0054
P. attenuata (Pa)	5.54	0.0186	-		-		6.36	0.0116	8.17	0.0042
P. longicaudata (Pl)	-		4.44	0.0349	-		-		-	
R. lyngei (Rl)	8.03	0.0046	-		8.28	0.0040	8.81	0.0030	18.09	0.0000
R. inaequalis (Ri)	-		-		6.18	0.0129	-		12.89	0.0003
S. celtica (Sc)	4.65	0.0310	-		8.55	0.0034	-		14.67	0.0001
S. punctata (Spl)	-		-		8.40	0.0037	-		14.07	0.0002
S. rufum (Sr)	-		16.02	0.0001	10.60	0.0011	-		-	
S. parasitifera (Sp2)	-		-		4.13	0.0420	-		7.96	0.0048
T. interstitialis (Ti)	-		-		-		-		5.51	0.0189
T. mirabilis (Tm)	-		-		-		-		10.72	0.0011
T. tenuicaudatus (Tt)	-		-		12.37	0.0004	-		21.51	0.0000
V. franzii (Vf)	-		5.16	0.0230	-		5.83	0.0157	-	
V. langrunensis (Vl)	10.03	0.0015	-		-		-		-	
V. viscosa (Vv)	-		-		-		-		-	
X. striata (Xs)	-		16.27	0.0001	-		-		-	

Tabel 12.1.: Kruskal Wallis-test op basis van de abiotische omgevingsfactoren (sediment en diepte) tussen de replica's waar de 50 dominante soorten van de Voordelta respectievelijk aan en afwezig zijn (n = 99; - is niet significant verschillend; p = significantie).



- alle soorten die in meer dan 15 replica's aanwezig zijn.
- alle soorten die in 8 of meer replica's aanwezig zijn en waarvan de relatieve abundantie minstens één maal meer dan 25 % bedraagt.

Een voorwaarde om aan de hand van het voorkomen van soorten een bepaald patroon te reconstrueren op basis waarvan voorspellingen kunnen gedaan worden, is immers dat de beschouwde soorten noch zeldzaam, noch algemeen verspreid zijn over het ganse studiegebied (Harvey et al., 1983).

Dit onderzoeksaspect is opgesplitst in twee delen : (1) de beschrijving van de habitatspreferenties en (2) het aanduiden van indicatorsoorten. Beide delen steunen zich op de aan- en afwezigheid van soorten omwille van het feit dat soortendensiteiten zelden significant gecorreleerd zijn met abiotische omgevingsfactoren, en ook afhankelijk zijn van niet-habitatsfactoren (voor een uitgebreide discussie zie paragraaf 12.3.1.).

(1) De habitatspreferentie van deze soorten is op volgende wijze afgeleid :

- Elk van de bestudeerde omgevingsgradiënten werd onderverdeeld in een aantal klassen. Bij de bepaling van de verdeling van de replica's waarin soort "K" voorkomt over de verschillende klassen van de beschouwde abiotische parameters, is er rekening gehouden met het feit dat binnen onze staalnamen de replica's niet gelijkmatig verdeeld zijn over de beschouwde klassen. De data werden zodanig getransformeerd dat het effect van deze ongelijke verdeling werd opgeheven :

$$X_i = \frac{N_{xi}}{N_{ti}} \left( \sum_{i=1}^k \frac{N_{xi}}{N_{ti}} \right)^{-1} \times 10^2$$

met  $N_{xi}$  = het aantal replica's in klasse i met soort "K"

$N_{ti}$  = het totaal aantal replica's in klasse i

k = het aantal klassen.

Op deze manier geven de resultaten per klasse het aantal replica's met soort "K", uitgedrukt als een percentage van het totaal aantal replica's waarin soort "K" wordt aangetroffen, aannemende dat al de geanalyseerde replica's (dus ook die zonder soort "K") gelijkmatig over de klassen verdeeld zijn. De resultaten zijn voorgesteld in histogrammen zodat niet alleen een idee wordt verkregen van de verspreiding van soort "K" (eury- en stenotopie soorten worden onderscheiden), maar ook van de abiotische



soort	N <sub>1</sub>		1A		1B		2A		2B	
	K	p	K	p	K	p	K	p	K	p
A. elongatus (Ae)	9.87	0.0021	-		8.40	0.0039	4.25	0.0391	7.47	0.0064
A. helgolandicus (Ah)	4.09	0.0430	-		4.86	0.0274	-		-	
B. capacosus (Bc)	11.56	0.0007	-		-		4.16	0.0412	10.65	0.0011
C. parahonestus (Cp)	-		-		9.19	0.0024	15.07	0.0001	-	
C. tardus (Ct)	5.36	0.0206	-		-		-		3.24	0.0175
C. salicaniensis (Cs)	-		-		-		4.49	0.0349	7.58	0.0059
D. fistulatum (Df)	-		-		3.84	0.0500	-		4.55	0.0329
D. gelana (Dg)	-		-		5.32	0.0210	-		-	
D. kornoeense (Dk)	-		-		11.48	0.0007	-		9.95	0.0016
D. proprium (Dp)	-		-		19.21	0.0000	4.72	0.0297	20.14	0.0000
D. riemanni (Dr)	-		-		10.51	0.0012	-		7.99	0.0047
D. stylosum (Ds)	12.39	0.0004	-		-		-		12.12	0.0005
D. tenuispiculum (Dt)	-		-		-		-		6.12	0.0133
D. xyaliforme (Dx)	4.96	0.0258	-		4.45	0.0347	-		4.77	0.0289
D. albaensis (Da)	13.39	0.0003	22.03	0.0000	13.45	0.0002	-		24.40	0.0000
D. cucullata (Dc)	14.28	0.0002	-		-		4.51	0.0336	-	
D. hyalochelle (Dh)	-		-		24.06	0.0000	9.53	0.0020	6.60	0.0101
E. spiculohamatus (Es)	-		-		6.22	0.0126	-		16.55	0.0000
E. propinquus (Ep)	-		-		19.10	0.0000	-		25.06	0.0000
G. longicaudatus (Gl)	10.50	0.0012	-		-		-		7.45	0.0063
H. setosus (Hs)	-		-		-		-		-	
L. aphanothecae (La)	17.65	0.0000	19.02	0.0000	8.37	0.0038	4.52	0.0334	9.49	0.0021
M. diplochma (Md)	-		-		-		-		-	
M. aduncus (Mal)	-		-		-		4.71	0.0300	-	
M. scanicus (Ms)	-		-		8.00	0.0047	-		8.83	0.0030
M. acinaces (Ma2)	17.24	0.0000	-		-		4.14	0.0419	-	
M. conothelis (Mc)	-		-		-		-		-	
M. marinus (Mm)	6.04	0.0130	-		-		6.81	0.0090	-	
M. ostracion (Mo)	15.71	0.0001	-		-		-		17.10	0.0000
N. munita (Nm)	6.18	0.0129	-		-		-		-	
O. rectangula (Or)	-		-		-		-		-	
O. perfectus (Op)	22.16	0.0000	-		-		-		9.35	0.0022
P. thaumasius (Pt)	12.25	0.0005	-		-		7.19	0.0073	-	
P. pentodon (Pp)	8.32	0.0039	-		-		-		-	
P. macramphis (Pm)	-		-		7.08	0.0078	-		13.36	0.0003
P. attenuata (Pa)	-		-		-		5.61	0.0178	-	
P. longicaudata (Pl)	-		-		-		6.67	0.0098	4.25	0.0391
R. lyngei (Rl)	5.31	0.0211	-		3.87	0.0491	-		-	
R. inaequalis (Ri)	-		-		-		-		-	
S. celtica (Sc)	4.65	0.0310	-		13.07	0.0003	-		12.75	0.0004
S. punctata (Spl)	-		4.40	0.0359	14.07	0.0002	-		17.37	0.0000
S. rufum (Sr)	-		-		19.70	0.0000	-		17.73	0.0000
S. parasitifera (Sp2)	-		-		-		-		-	
T. interstitialis (Ti)	-		-		-		-		-	
T. mirabilis (Tm)	4.70	0.0301	-		-		-		-	
T. tenuicaudatus (Tt)	6.90	0.0086	-		9.01	0.0027	9.70	0.0018	6.75	0.0093
V. franzii (Vf)	16.53	0.0000	-		-		-		-	
V. langrunensis (Vl)	-		-		-		-		5.00	0.0252
V. viscosa (Vv)	7.14	0.0075	-		10.12	0.0015	-		7.73	0.0054
X. striata (Xs)	17.34	0.0000	10.91	0.0010	10.37	0.0013	-		12.11	0.0005

Tabel 12.2: Kruskal Wallis-test op basis van de diversiteit en de relatieve abundantie van de voedingstypes, tussen de replica's waar de 50 dominante soorten van de Voordelta respectievelijk aan- en afwezig zijn (n = 99; - is niet significant verschillend; p = significantie).



klasse waarbinnen deze soort procentueel het meest wordt aangetroffen. Deze histogrammen illustreren de habitatspreferentie van elke soort.

- Door middel van een Kruskal Wallis-test wordt nagegaan of er op basis van het gemiddelde van één van de bestudeerde abiotische factoren significante verschillen bestaan tussen de replica's waar de soort voorkomt, en deze waar ze ontbreekt. Op deze manier wordt nagegaan of het voorkomen van een soort karakteristiek is binnen een bepaalde range van elke omgevingsgradiënt (Tabel 12.1).

- Indien de replica's, waar een soort voorkomt, op basis van één van de abiotische factoren significant verschillen van de replica's waar deze soort ontbreekt, dan worden correlaties berekend tussen de relatieve abundanties van deze soort en de overeenkomstige waarden van de abiotische factoren. Bij de beschrijving van de habitatspreferenties (zie verder) zijn uitsluitend significante correlaties vermeld.

Daarnaast kan het voorkomen van een soort ook verbonden zijn met bepaalde structurele eigenschappen van de gemeenschap zelf. Vandaar dat ook interacties met de diversiteit en de relatieve abundanties van de voedingstypes zijn bestudeerd aan de hand van een Kruskal Wallis-test en correlatieberekeningen. De resultaten van de variantieanalyses zijn weergegeven in Tabel 12.2.

Bovendien werd de statistische (on-)afhankelijkheid van elke mogelijk combinatie van soorten nagegaan door middel van een chi-kwadraat-test (contingentietafel) (= kwantitatieve methode) en de Jacquard's associatiecoëfficiënt ( $Q_j$ ) (= kwalitatieve methode).

Bij deze soortenanalyse zijn alle replica's afzonderlijk beschouwd. De Kruskal Wallis-coëfficiënten, de contingentietafels en de associatiecoëfficiënten zijn steeds berekend op basis van 99 replica's.

Tenslotte zijn de resultaten van deze studie aangevuld met literatuurgegevens, waarbij is nagegaan of dezelfde preferenties worden teruggevonden in andere geografische gebieden. Indien ecofysiologische gegevens beschikbaar zijn, dan zijn deze eveneens vermeld.

(2) Een soort is karakteristiek voor een bepaald habitatstype (dit is wanneer een soort in alle replica's met dezelfde kenmerken wordt teruggevonden), en dus bruikbaar als 'indicator'-soort als aan de volgende voorwaarden is voldaan :



- Door middel van eerder vermelde Kruskal Wallis-test wordt nagegaan in hoeverre de gemiddelde waarden van de abiotische factoren voor de replica's met, en zonder de betreffende soort, significant van elkaar verschillen.

- Daarnaast wordt nagegaan of een soort alle replica's, gekenmerkt door een bepaald habitatstype, heeft gekoloniseerd. Hierbij wordt per soort en per klasse het aantal replica's waarin deze soort voorkomt, uitgedrukt als een percentage van het totaal aantal replica's behorende tot de betreffende klasse ( $(N_{x1}/N_{t1}) \times 100$ ). Deze resultaten zijn ook voorgesteld in histogrammen (Fig.12.106).

## 12.2. Resultaten

### 12.2.1. Habitatspreferenties

#### ASCOLAIMUS ELONGATUS

##### Voordelta

##### \* Verspreiding (Fig.12.2.) :

*Ascolaimus elongatus* is een frekwent voorkomende soort in de Voordelta (17 van de 20 stations). Ze is met hogere abundanties aanwezig in het noorden van de Voordelta (tot 7 % in st. 1 en 3), in een deel van de Oosterscheldegeul (tot 6 % in st.43) en in station 65 ter hoogte van de Westerscheldegeul (tot 22 %). Haar relatieve abundanties zijn zeer onstabiel over de drie campagnes. *A. elongatus* is het minst frekwent aanwezig (slechts in 7 van de 20 stations) tijdens het najaar van '84. In vijf stations wordt deze soort slechts eenmalig aangetroffen.

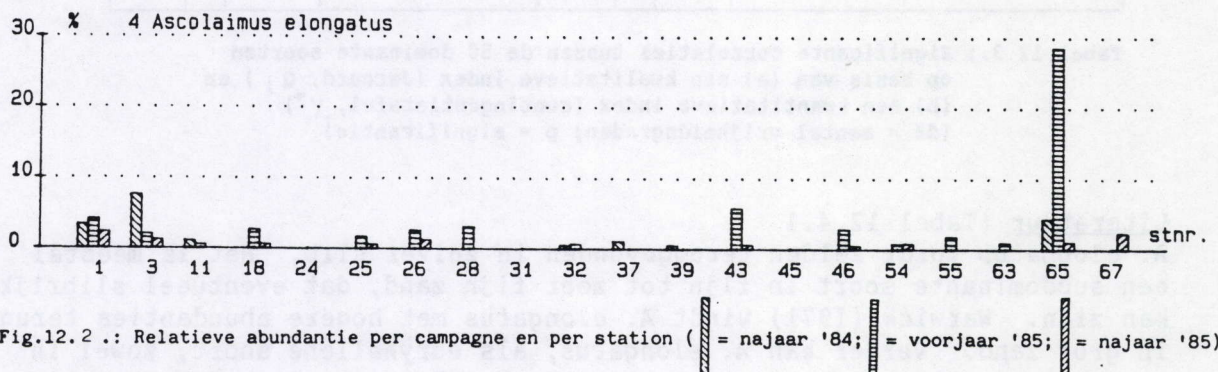
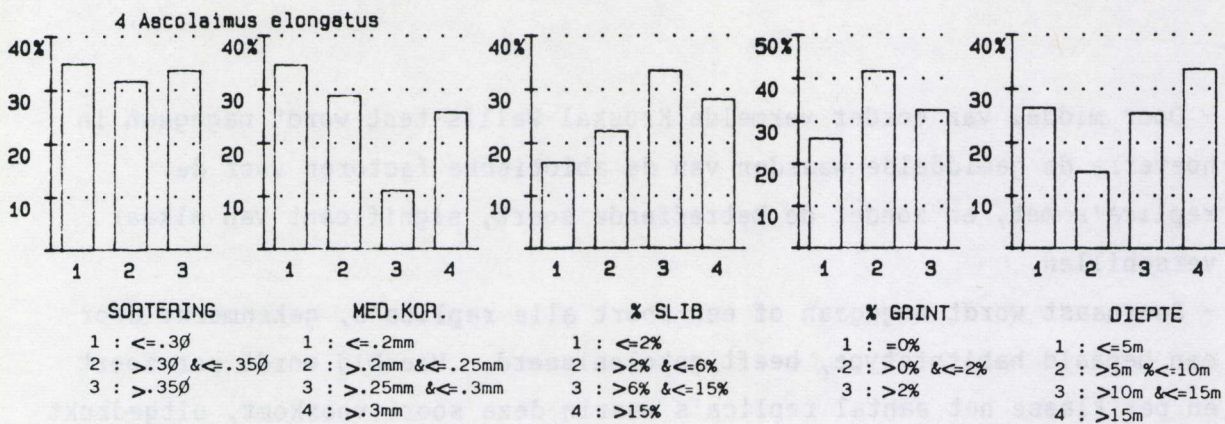


Fig.12.2.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; ▮ = voorjaar '85; ▬ = najaar '85).

##### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.3.) :

*A. elongatus* is algemeen verspreid over de Voordelta. Deze soort is wel significant meer aanwezig in fijnzandige en slibrijke sedimenten (63 % van de replica's waar *A. elongatus* wordt gevonden is gekenmerkt door een fijnzandig sediment; in 63 % van haar replica's is ook meer dan 6 % slib aanwezig). Ze is subdominant in geulstations, die gekenmerkt zijn door grote stroomsnelheden en een onstabiel sediment zoals station 43 (tot 6%) in de Oosterscheldedemonding, en de stations 65 en 67 (tot 22 %) in de Westerscheldedemonding.





Tabel 12.3.: Na onderverdeling van de sorterings-, de mediane korrelgrootte-, de slib-, de grint-, en de dieptegradient in een 3 tot 4-tal grootteklassen, wordt per gradient en per klasse het aantal replica's gegeven waarin een soort aanwezig is, uitgedrukt als een percentage van het totaal aantal replica's waarin deze soort wordt aangetroffen, aannemende dat aannemende dat al de geanalyseerde replica's (dus ook die zonder de soort) gelijkmatig over de klassen verdeeld zijn.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.3.) :

*A. elongatus* is als enige dominante soort van de Voordelta gecorreleerd met de minst diverse gemeenschappen. Verder wordt *A. elongatus* altijd teruggevonden in de stations waar de niet-selectieve detrituseters meer dan 85 % bedragen, zodat *A. elongatus* eveneens gecorreleerd is met de trofisch minst diverse gemeenschappen. Hogere abundanties van *A. elongatus* gaan meestal gepaard met hogere abundanties van *Daptonema tenuispiculum*, *Hypodontolaimus setosus*, *Metoncholaimus scanicus* en *Viscosia viscosa*.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>A. elongatus</i>					<i>D. tenuispiculum</i>	136.356	36	0.000
					<i>H. setosus</i>	139.366	36	0.000
					<i>M. scanicus</i>	57.900	36	0.025
					<i>V. viscosa</i>	59.875	30	0.000

Tabel 12.3.: Significante correlaties tussen de 50 dominante soorten op basis van (a) een kwalitatieve index (Jaccard,  $Q_j$ ) en (b) een kwantitatieve index (contingentietafel,  $\chi^2$ ) (df = aantal vrijheidsgraden; p = significantie)

#### Literatuur (Tabel 12.4.)

*A. elongatus* wordt zelden teruggevonden in zuiver slib. Het is meestal een subdominante soort in fijn tot zeer fijn zand, dat eventueel slibrijk kan zijn. Warwick (1971) vindt *A. elongatus* met hogere abundanties terug in grof zand. Verder kan *A. elongatus*, als euryhalie soort, zowel in een marien milieu (euhalien) als in zeer brakke omstandigheden (tot in het oligohalien met een saliniteit van 2 ‰) overleven (Skoolmun en Gerlach, 1971; Brenning, 1973; Schiemer et al., 1983; Moore, 1987). In de intergetijdenzone wordt *A. elongatus* vooral teruggevonden tegen de laagwaterlijn, daar ze weinig tolerant is voor extreme watertafelschommelingen (Warwick 1971, Platt 1977; Lambshead, 1986). In de monding van het vervuild Forth-estuarium is de verspreiding van deze soort gecorreleerd met hogere abundanties van *Daptonema tenuispiculum* en *Sabatieria pulchra* (= *S. punctata*), wat een vergelijkbare gemeenschap is als deze die wordt aangetroffen in de Westerscheldemonding (stations 65 en 67) tijdens deze studie.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	grof fijn	- -	goed	0.6 % 0.2 %
Platt, 1977	Strangford L. N. Ierland	litt. tegen LW	28-38 %	0.125 0.146 0.196	+ - -	zeer goed	1 59 9
Mc Intyre, Murison, 1973	Firemore bay (W-kust, Schotl.	litt.	marien	0.21- 0.28	-	zeer goed	11/12 st.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	litt. wad	marien	zand	-		
Bouwman, 1983	Waddenzee overgangszone Dollart est.	sublitt. sublitt. sublitt.	28 % 23 % 17 %	0.125 0.095 0.065	- - slibrijk	0.08 0.75 0.73	4.1 % 1.5 % +
Warwick, 1971	Exe estuarium (Gr.Br.)	litt.		medium fijn grof grof	slibrijk - - -		52.2 % 17.7 % 20.4 % 2.8 %
Boaden, Platt, 1971	South Bay N.Ierland	litt.	marien	0.20- 0.22	-	0.26- 0.40	<0.5 %

Tabel 12.4.: Verspreiding (geografische ligging, topografie, saliniteit (sal.) en sedimentsamenstelling) van *A. elongatus* op basis van literatuurstudie (de relatieve abundanties (rel.ab.) van de soorten zijn uitgedrukt als een percentage, frekwenties zijn gegeven als een ratio op het totaal aantal bestudeerde stations (st.) en densiteiten (dens.) zijn gegeven per 10 cm<sup>2</sup>).

#### Besluit

*Ascolaimus elongatus* is een eurytope soort en haar verspreiding is algemeen in de Voordelta. Haar voorkomen is wel karakteristiek voor de meest slibrijke en fijnzandige substraten. Ze heeft een groot tolerantievermogen zowel wat de sedimentsamenstelling als de stabiliteit en de saliniteit van het milieu betreft (euryhalien). Dit kan een mogelijke verklaring zijn voor haar frekwentere voorkomen in de minst diverse stations: als generalist overleeft *A. elongatus* ook in extreme milieuomstandigheden, daar waar specialisten verdwijnen. Ze wordt zowel sublittoraal als in de intergetijdenzone (zij het steeds tegen de laagwaterlijn) teruggevonden.

#### AXONOLAIMUS HELGOLANDICUS

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.4.):

*Axonolaimus helgolandicus* is frekwenter aanwezig tijdens het voorjaar (12 van de 20 stations) dan tijdens de najaarscampagne (respectievelijk in 7 van 2 van de 20 stations). Ze is tijdens alle campagnes aanwezig in de stations 1 en 24, met de hoogste relatieve abundanties tijdens het najaar '85 (respectievelijk 6 en 9 %). Verder worden nog hogere abundanties (7



%) gevonden in station 45 tijdens het voorjaar '85. In de overige stations wordt *A. helgolandicus* slechts sporadisch (< 2 %) en onregelmatig in de tijd teruggevonden. Deze soort is bijna steeds vertegenwoordigd door juveniele stadia.

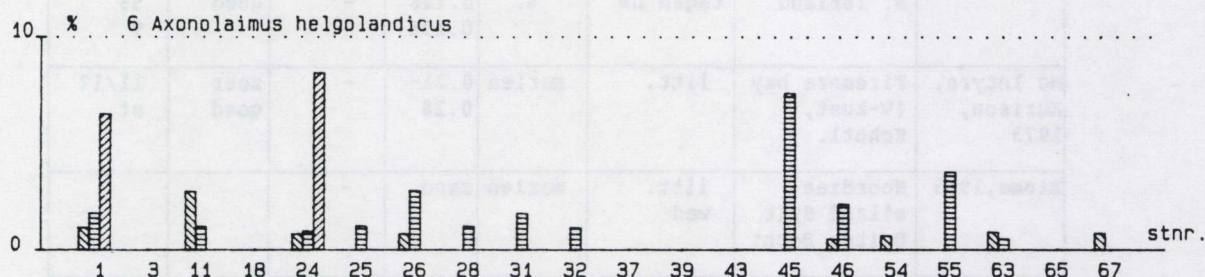


Fig.12. 4.: Relatieve abundantie per campagne en per station (□ = najaar '84; ▨ = voorjaar '85; ▩ = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.5.) :

*A. helgolandicus* heeft een lichte voorkeur voor de minst gesorteerde substraten. Ze wordt slechts in drie van de 21 zeer goed gesorteerde ( $\phi < 0.30$ ) staalnamepunten teruggevonden. Verder is deze soort significant meer aanwezig in diepere stations (70 % van de replica's met deze soort is meer dan 10 m diep gelegen).

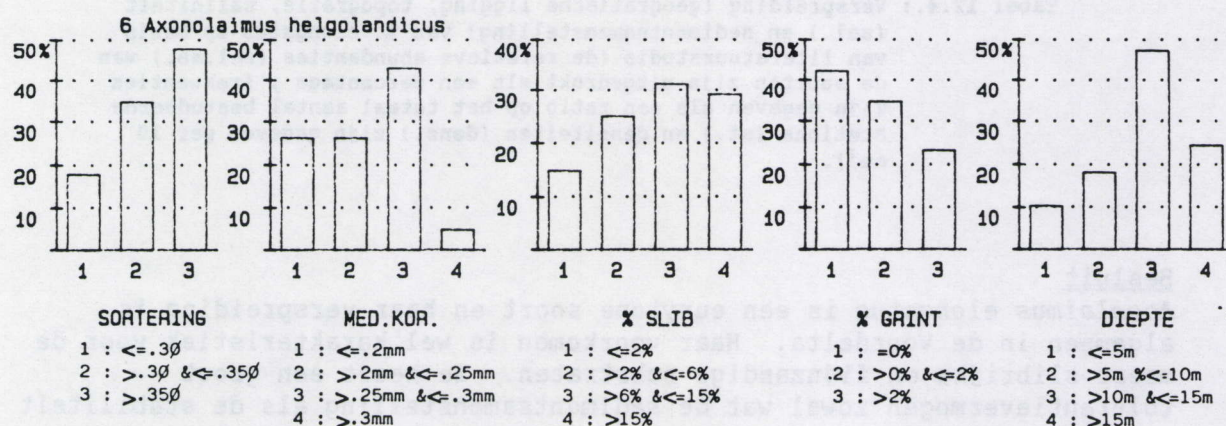


Fig. 12. 5.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. 12.5) :

*A. helgolandicus* is significant meer aanwezig in de meest soortenrijke stations. Als niet-selectieve detritusetter, is *A. helgolandicus* significant meer aanwezig bij hogere abundanties van deze voedingsgroep. Tabel 12.6. toont de soorten waarmee *A. helgolandicus* op kwantitatieve basis significante correlaties vertoont.

Literatuur (Tabel 12.6.)

*A. helgolandicus* is zelden een dominante soort. Ze wordt vooral aangetroffen in goed gesorteerd, fijn zand, dat al of niet slibrijk is. In het sublittoraal gebied nabij Helgoland worden de hoogste abundanties gevonden tijdens de periode maart tot augustus (Lorenzen, 1974). Het grootste aantal juvenielen is aanwezig van april tot juli, waaruit Lorenzen (1974) besluit dat tijdens deze maanden de reproductie het meest intensief is.



soort	soort	Q	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
A.helgolandicus					C.tardus	38.492	20	0.010
					D.kornoeense	55.265	24	0.000
					P.thaumasius	33.808	20	0.050
					P.macramphus	33.919	16	0.010
					P.longicaudata	33.295	20	0.050
					R.inaequalis	22.136	12	0.050
					S.celtica	50.485	28	0.010

Tabel 12.5.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (20 - 27)	marien	fijn fijn	- 25 %	goed goed	3.6 % 0.5 %
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	zeer fijn	23- 26 %	goed	0.4 %
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	fijn	-	goed	0.67 - 2.17 %

Tabel 12.6.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

*Axonolaimus helgolandicus* is een algemene soort voor fijn tot medium zand, zonder verdere uitgesproken habitatspreferenties. Ze wordt echter frekwent teruggevonden in de diepere geulen, gekenmerkt door een minder goed gesorteerd sediment. Ze wordt uitsluitend aangetroffen in mariene milieus. Deze soort is zelden uitgesproken dominant.

### BATHYLAIMUS CAPACOSUS

#### Voordelta

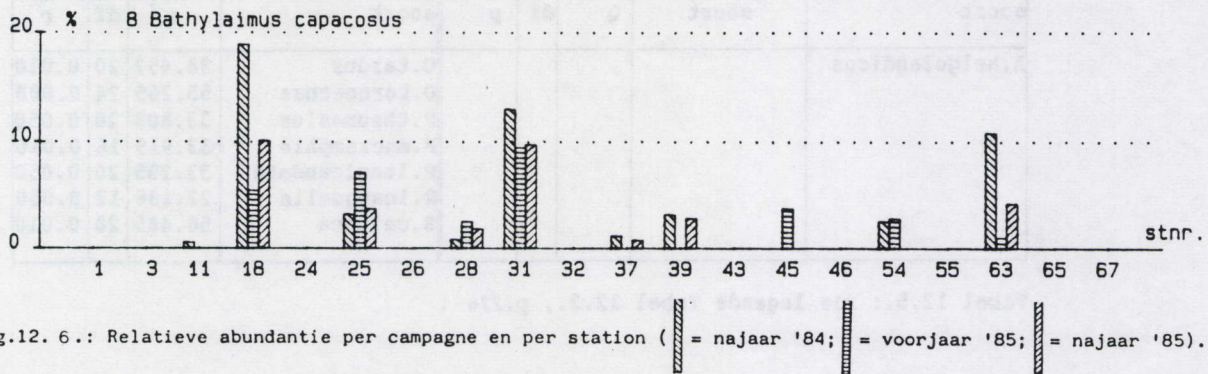
\* Verspreiding (Fig.12.6.) :

Het voorkomen van *Bathylaimus capacosus* is relatief stabiel : deze soort wordt in vijf van de tien stations waarin ze voorkomt tijdens de drie campagnes teruggevonden. In zeven stations (18, 25, 28, 31, 39, 54 en 63) wordt ze met relatief hoge abundanties (2-17 %) aangetroffen, en dit telkens over ten minste twee campagnes. Hogere abundanties zijn niet seizoensgebonden. In de stations 18 en 31 is *B. capacosus* over de drie campagnes een dominante soort (5 - 17 %). Voor alle campagnes en stations is de verdeling juveniele/adulte stadia ongeveer gelijk.

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.7.) :

*B. capacosus* wordt bijna steeds teruggevonden in zeer goed gesorteerde sedimenten (slechts 15 % van de replica's waar deze soort wordt gevonden is niet zeer goed gesorteerd). De hoogste abundanties worden ook aangetroffen in de best gesorteerde substraten (sort  $\phi$ :  $r_s = -0.483$ ,  $n = 34$ ). Ze komt, met uitzondering van station 37 (najaar '85), niet voor in





stations met meer dan 1.5 % grint. Verder is *B. capacosus* uitsluitend aanwezig in slibarme substraten (< 4.5 % slib). Het geprefereerde substraat bestaat steeds uit fijn zand (Md. < 0.28 mm). *B. capacosus* is een typische soort voor de ondiepe, slibarme en goed gesorteerde platen van de Voordelta. Met uitzondering van het brakke station 3 wordt ze in alle ondiepe stations teruggevonden. Ze is nooit aanwezig in één van de geulen of in andere diepe stations, gelegen aan de rand van de Voordelta ter hoogte van de 10 meter diepte lijn (stations 1 en 24).

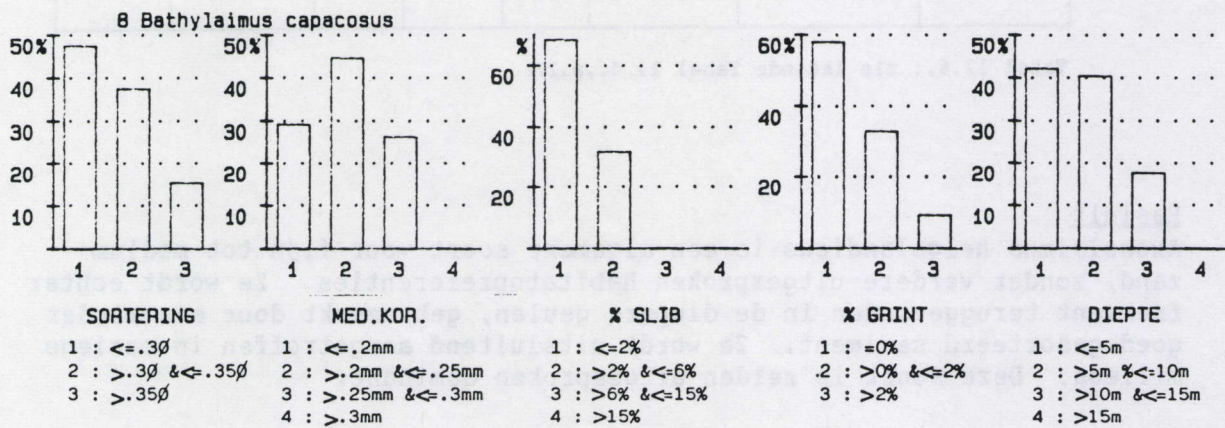


Fig. 12.7.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.7) :

*B. capacosus* is significant meer geassocieerd met de meest diverse gemeenschappen. Verder is *B. capacosus* (voedingstype 1B) geassocieerd met hogere abundanties van de predatoren/omnivoren (2B) en een lager percentage van de epistratumeters (2A). De predatoren/omnivoren zijn zelf negatief gecorreleerd met de slibfractie. Deze soort is zowel kwalitatief als kwantitatief hoog significant gecorreleerd met verscheidene soorten.

Literatuur (Tabel 12.8.)

*B. capacosus* wordt nog teruggevonden in de sublittorale, fijn- tot grofzandige sedimenten van de Long Island zeeëngte (Tietjen, 1977). Hogere abundanties (tot 3.6 %) zijn geassocieerd met de minst slibrijke (< 11 %) stations.



soort	soort	Q	df	p	soort		df	p
B.capacosus	D.stylosum	0.561	57	0.000	D. stylosum	126.559	54	0.000
	E.propinquus	0.466	60	0.050	D.albaensis	38.668	24	0.050
	G.longicauda.	0.510	49	0.000	E.propinquus	93.997	36	0.000
	M.ostracion	0.644	45	0.000	G.longicaudatus	75.680	30	0.000
	O.perfectus	0.492	63	0.000	M.aduncus	91.317	36	0.000
	V.langrunens.	0.460	63	0.050	M.acinaces	55.040	30	0.005
					M.ostracion	112.198	30	0.000
					O.perfectus	53.677	36	0.050
					R.lyngei	93.775	30	0.000
					S.rufum	85.273	48	0.000
					T.interstitialis	73.621	30	0.000
					T.tenuicaudatus	47.509	30	0.050
					V.langrunensis	76.362	54	0.025

Tabel 12.7.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Tietjen, 1977	Long Island zeeengte	sublitt.	25 - 28 %	fijn medium- grof	7-23% 1-11%		0.1 % 3.6 %

Tabel 12.8.: zie legende Tabel 12.4.,p.277

### Besluit

Niet helemaal overeenkomstig met de literatuurgegevens is *Bathylaimus capacosus* in de Voordelta een goede indicator voor slib- en grintarme fijnzandige, mariene sedimenten. Haar voorkomen is beperkt tot, maar algemeen over, de ondiepe platen, met uitzondering van station 3 omwille van de grotere zoetwatertoevoer in dit station. Haar voorkomen en relatieve abundanties zijn relatief stabiel in de tijd.

### CALOMICROLAIMUS PARAHONESTUS

#### Voordelta

##### \* Verspreiding (Fig.12.8.) :

*Calomicrolaimus parahonestus* is een frekwent voorkomende en dominante soort in de Voordelta. Met uitzondering van de stations 1 en 54, wordt ze in alle stations minstens één maal teruggevonden. Het is over de drie campagnes een belangrijke soort in de stations 3, 11, 37 en 45 (tot 12 %). Verder is *C. parahonestus* relatief abundant tijdens het najaar '84 in de stations 43, 65 en 67 (3 tot 7 %), en tijdens het voorjaar '85 in station 26 (4 %).

##### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.9.) :

*C. parahonestus* wordt regelmatig teruggevonden bij hogere percentages grint (41 % van de replica's heeft een grintfractie groter dan 1 %). De hoogste relatieve abundanties worden gevonden in de meest grintrijke replica's (grint % :  $r_s = 0.408$ ,  $n = 48$ ). *C. parahonestus* wordt zowel in de geulen als op de ondiepe platen gevonden, alhoewel ze minder frekwent aanwezig is in de geulen wanneer de slibfracties groter zijn dan 15 %.



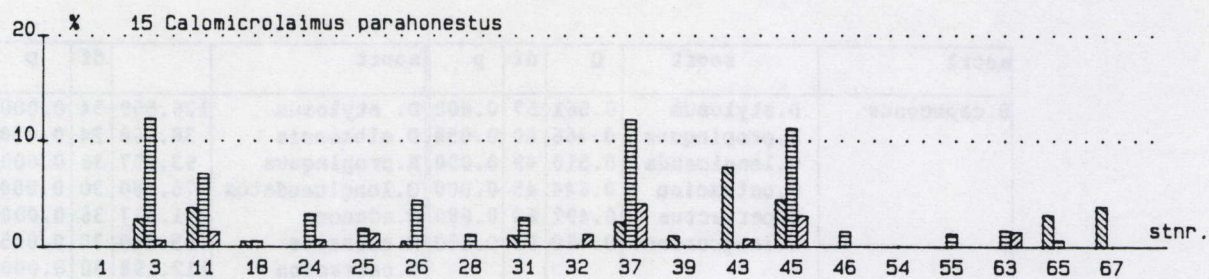


Fig.12.8 .: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

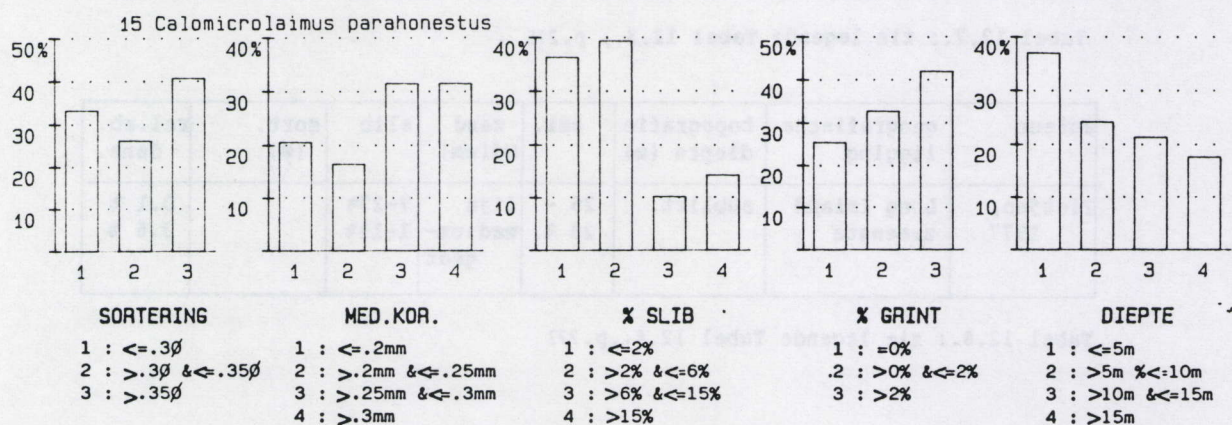


Fig. 12. 9.: Zie legende figuur 12.3.

77 % van de replica's waar *C. parahonestus* wordt gevonden is gekenmerkt door minder dan 15 % slib.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.9.) :

Als epistratumeter is *C. parahonestus* voor een groot deel verantwoordelijk voor de hogere percentages van deze voedingsgroep in bepaalde stations (2B :  $r_s = 0.581$  ,  $n = 48$ ). Haar relatieve abundantie is negatief gecorreleerd met die van de niet-selectieve detritusetters (1B :  $r_s = -0.490$  ,  $n = 48$ ). Tabel 12.10 toont de soorten waarmee *C. parahonestus* op kwalitatieve of kwantitatieve basis gecorreleerd is.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>C.parahonestus</i>	<i>T.tenuicaudat.</i>	0.461	65	0.050	<i>C.tardus</i>	48.127	25	0.005
	<i>E.propinquus</i>	0.457	70	0.050	<i>D.hyalochelle</i>	95.290	40	0.000
					<i>H.setosus</i>	73.186	30	0.000
					<i>M.aduncus</i>	48.408	30	0.025
					<i>M.acinaces</i>	40.567	25	0.050
					<i>T.mirabilis</i>	31.967	20	0.050
					<i>V.viscosa</i>	41.297	25	0.025

Tabel 12.9.; zie legende Tabel 12.3., p.276 .



# Literatuur (Tabel 12.10.)

*C. parahonestus* wordt regelmatig aangetroffen in het Exe-estuarium : Warwick (1971) treft deze soort aan in een mediumzandige schelpenbank, terwijl Joint et al. (1982) *C. parahonestus* terugvinden in de mediumzandige, oppervlakkige sedimentlagen van de intergetijdenzone. Volgens Blome (1983) overleeft *C. parahonestus* uitsluitend in de zuurstofrijke bovenste centimeter van het sediment (cfr Boaden, 1977) en vermijdt ze de gereduceerde zone. Het grootste aantal juvenielen wordt geteld in april, wat zou wijzen op een maximale voortplantingsactiviteit tijdens deze periode (Blome, 1983).

Tabel 12.10.:

zie legende

Tabel 12.4.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	litt. wad	marien	zand	-		
Warwick, 1971	Exe est. (Gr.Br.)	litt. zandbank		0.39 0.09 0.06 0.09			+ 1.4 % + 1.0 %

## Besluit

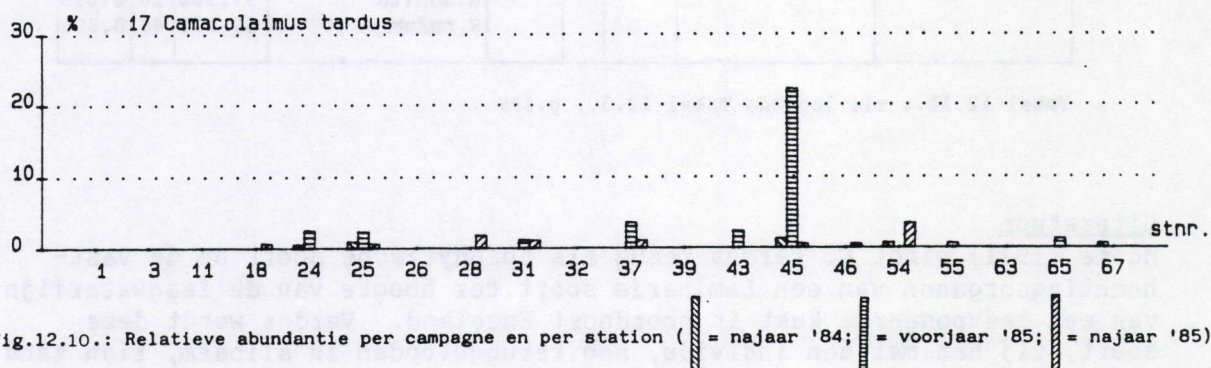
Hogere abundanties van *Calomicrolaimus parahonestus* zijn meestal een indicatie voor mediumzandige, grintrijke, en dus zuurstofrijke sedimenten. Ze wordt minder frekwent en met lage abundanties teruggevonden in de meest slibrijke sedimenten (> 6 % slib). Verder is *C. parahonestus* een euryhaliene soort en is haar verspreiding niet gebonden aan een bepaald sedimentstype. Ze wordt regelmatig teruggevonden op zandplaten en in de intergetijdenzone.

## CAMACOLAIMUS TARDUS

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.10.) :

*Camacolaimus tardus* wordt in zeven van de 13 stations waarin ze voorkomt slechts eenmalig en met lage abundanties (< 2 %) teruggevonden. Hogere abundanties worden gevonden in de stations 37, 54 (tot 4 %) en vooral station 45 (22 %). Naast station 45 wordt ook nog station 25 gekenmerkt door de continue aanwezigheid van *C. tardus*.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.11.) :

*C. tardus* prefereert een mediumzandig sediment. Ze wordt uitsluitend teruggevonden bij een mediane korrel die groter is dan 0.19 mm, terwijl 71 % van de replica's waarin deze soort voorkomt wordt gekenmerkt door een mediane korrel die groter is dan 0.25 mm. Verder wordt *C. tardus* teruggevonden in alle stations met een percentage grint, dat groter is dan 2 % . Ze is dominant in de minst gesorteerde sedimenten en 51 % van de replica's met deze soort heeft een grintfractie groter dan 1 % . Haar verspreiding is niet gecorreleerd met een bepaald percentage slib.

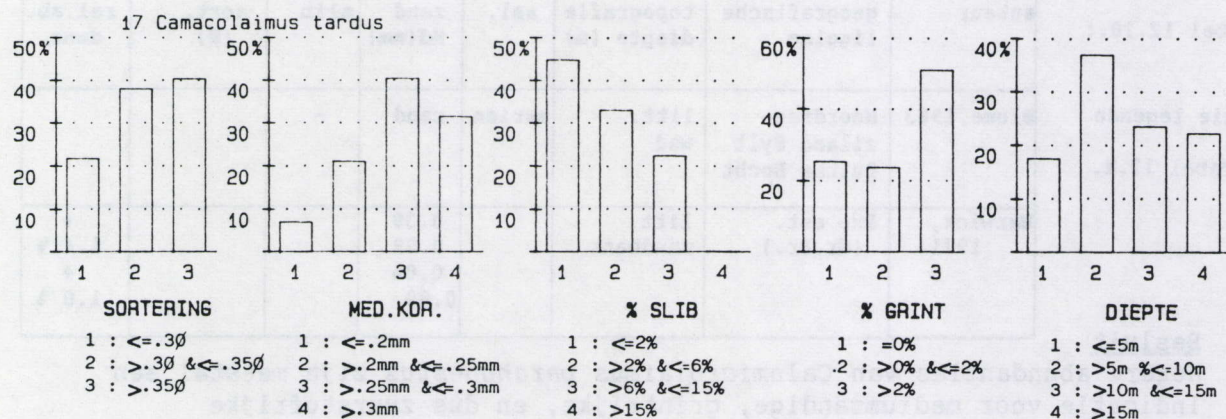


Fig. 12.11.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.11.):

*C. tardus* wordt significant meer teruggevonden in de meest diverse gemeenschappen. Aangezien de predatoren eveneens positief gecorreleerd zijn met mediane korrelgrootte, is de positieve correlatie tussen deze aan grint gebonden epistratumeter en de predatoren/omnivoren in overeenstemming met de verwachtingen. *C. tardus* is op kwalitatieve basis hoog significant gecorreleerd met *A. helgolandicus*, *C. parahonestus*, *Dichromadora hyalocheile*, *Neochromadora munita* en *Sigmaphoranema rufum*.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>C.tardus</i>	<i>A.helgolandicus</i>				<i>A.helgolandicus</i>	38.492	20	0.010
	<i>C.parahonestus</i>				<i>C.parahonestus</i>	48.127	25	0.005
	<i>D.hyalocheile</i>				<i>D.hyalocheile</i>	135.315	40	0.000
	<i>N.munita</i>				<i>N.munita</i>	37.306	20	0.025
	<i>S.rufum</i>				<i>S.rufum</i>	66.875	40	0.005

Tabel 12.11.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur

Moore (1971) vindt *C. tardus* terug als epiphytische soort op de vast-hechtingsorganen van een *Laminaria* soort ter hoogte van de laagwaterlijn van een geëxposeerde kust in noordoost Engeland. Verder wordt deze soort, zij het met één individu, nog teruggevonden in slibarm, fijn zand tegen de laag waterlijn in een gepollueerd gebied van de monding van het Clyde-estuarium (Lamshead, 1986)



## Besluit

*Camacolaimus tardus* is zelden een dominante soort. Meestal verschijnt ze eerder sporadisch zonder continuïteit. Haar voorkomen is beperkt tot grovere sedimenten (Md. > 0.190 mm). Ze heeft een voorkeur voor de meest grintrijke stations en haar dominantie is een indicatie voor matig gesorteerde sedimenten. Ze is dikwijls geassocieerd met hydrodynamisch verstoorde milieus.

## CHROMADORELLA SALICANIENSIS

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.12.)

*Chromadorella salicaniensis* wordt steeds met kleine relatieve abundanties teruggevonden (< 2 %). Ze wordt bijna uitsluitend aangetroffen in stations ten noorden van de Grevelingen (1, 11, 18 en 24), in de Grevelingengeul (station 26), en in de Oosterscheldegeul (stations 32, 45 en 46). In Station 26 is *C. salicaniensis* permanent aanwezig. Ze ontbreekt in het Westerscheldegebied.

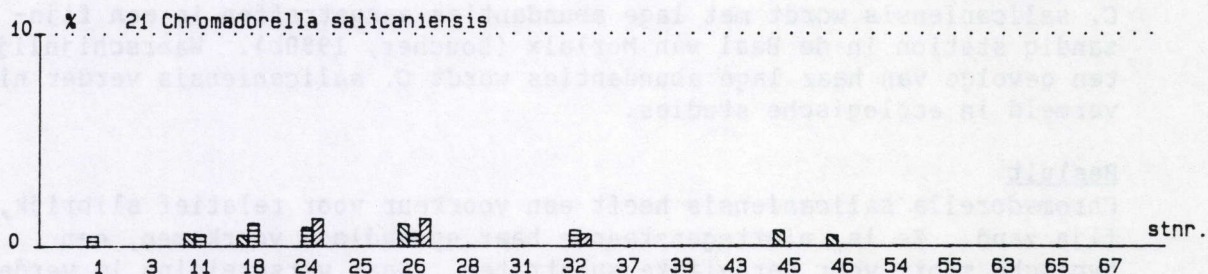


Fig.12.12.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.13.) :

*C. salicaniensis* wordt, op station 45 na, steeds in fijn zand (Md. < 0.28 mm) teruggevonden. De slibfractie is steeds groter dan 2.5 % met een maximum van 20 % (72 % van de replica's met deze soort heeft een slibfractie groter dan 6 %). Ze wordt niet teruggevonden in de Westerscheldegeul, die gekenmerkt is door tijdelijke slibaccumulaties en hoge stroomsnelheden.

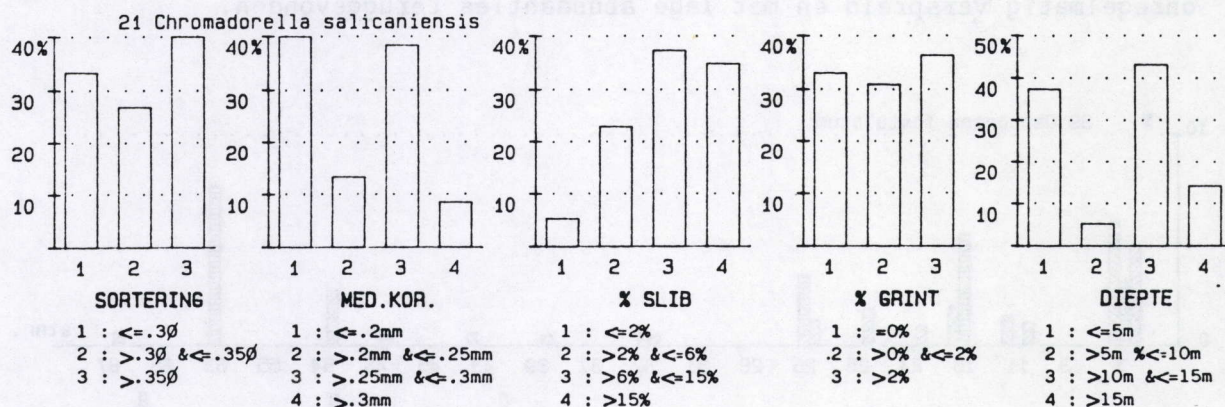


Fig. 12.13.: Zie legende figuur 12.3.



\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.12.) :

Als epistratumeter wordt *C. salicaniensis* meer gevonden bij hogere abundanties van deze voedingsgroep. Ze is negatief gecorreleerd met de predatoren/omnivoren. *C. salicaniensis* is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met *Microlaimus marinus*, *Paralongicyatholaimus macramphis*, *Trichotheristus mirabilis* en *Xyala striata*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>C. salicaniensis</i>					<i>M. marinus</i>	30.463	10	0.001
					<i>P. macramphis</i>	21.315	8	0.010
					<i>T. mirabilis</i>	16.350	8	0.050
					<i>X. striata</i>	24.735	10	0.010

Tabel 12.12.: zie legende Tabel 12.3., p 276 .

### Literatuur

*C. salicaniensis* wordt met lage abundanties aangetroffen in een fijn-zandig station in de Baai van Morlaix (Boucher, 1980b). Waarschijnlijk ten gevolge van haar lage abundanties wordt *C. salicaniensis* verder niet vermeld in ecologische studies.

### Besluit

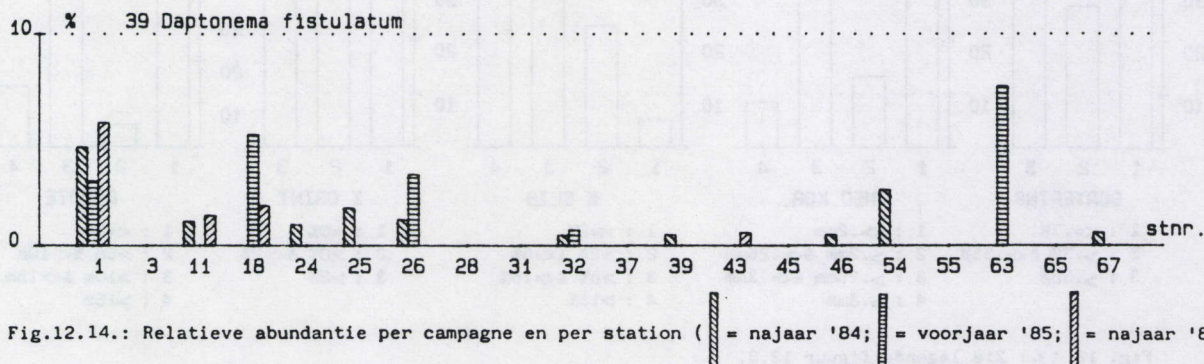
*Chromadorella salicaniensis* heeft een voorkeur voor relatief slibrijk, fijn zand. Ze is, niettegenstaande haar sporadisch voorkomen, een typische soort voor dergelijke substraten. Haar verspreiding is verder beperkt tot hydrodynamisch en sedimentologisch stabiele milieus.

### DAPTONEA FISTULATUM

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.14.) :

*Daptonema fistulatum* is slechts in station 1 tijdens de drie campagnes aanwezig. De abundanties zijn hier hoger (5 %) tijdens de twee najaarscampagnes in vergelijking tot het voorjaar. Deze soort is verder relatief abundant in de stations 18, 26 en 63 met respectievelijk 6, 3 en 7 % tijdens het voorjaar '85. In de overige stations wordt ze zeer onregelmatig verspreid en met lage abundanties teruggevonden.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.15) :

*D. fistulatum* wordt steeds in fijn zand teruggevonden (Md. < 0.29 mm). Ze wordt regelmatig aangetroffen bij grotere slibfracties (63 % van de replica's, waar deze soort voorkomt, vertoont meer dan 6 % slib), maar haar voorkomen is niet beperkt tot slibrijke substraten. Op twee uitzonderingen na is *D. fistulatum* uitsluitend aanwezig in stations met minder dan 1 % grint, en 80 % van de replica's met deze soort heeft een zeer goed gesorteerd sediment. *D. fistulatum* wordt bijna niet teruggevonden in slibrijke stations gekenmerkt door hoge stroomsnelheden, zoals in de Westerscheldegeul. Ze ontbreekt verder in station 3, dat wordt gekenmerkt door een grote zoetwatertoevoer.

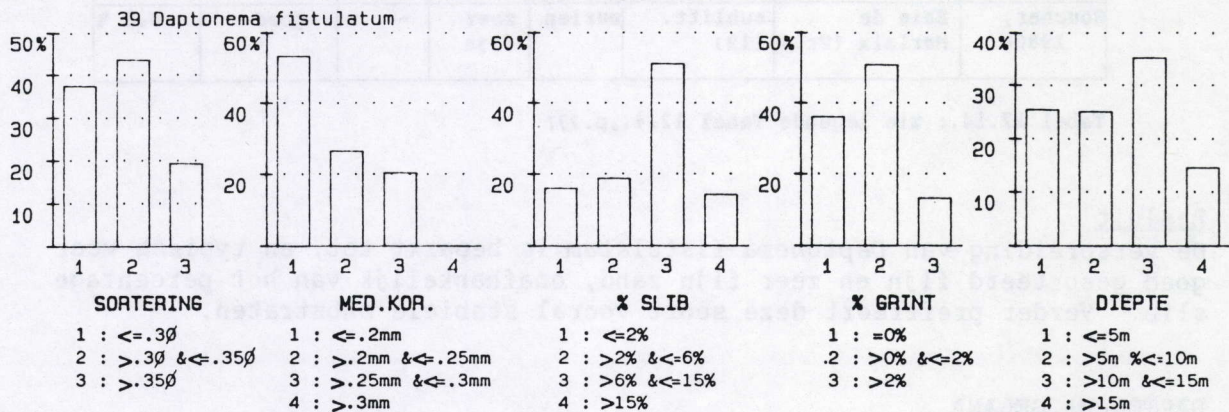


Fig. 12.15.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.13.) :

Als niet-selectieve detritusetter, wordt *D. fistulatum* significant meer teruggevonden bij hogere abundanties van deze voedingsgroep.

Hogere relatieve abundanties van *D. fistulatum* gaan meestal samen met hogere abundanties van *D. kornoeense*, *D. xyaliiforme*, *Mesacanthion diplochma*, *Metadesmolaimus aduncus*, *Paralongicyatholaimus macramphis*, *Prochromadorella longicaudata* en *Sabatieria celtica*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
<i>D.fistulatum</i>					<i>D.kornoeense</i>	60.221	24	0.000
					<i>D.xyaliiforme</i>	65.493	24	0.000
					<i>M.diplochma</i>	43.240	12	0.000
					<i>M.aduncus</i>	42.682	24	0.025
					<i>P.macramphis</i>	40.198	16	0.000
					<i>P.longicaudata</i>	55.181	20	0.000
					<i>S.celtica</i>	53.187	28	0.010

Tabel 12.13.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur (Tabel 12.14.)

*D. fistulatum* is aanwezig in fijn tot zeer fijn zand, dat al of niet slibrijk is. Verder is *D. fistulatum* een dominante soort in een subtropische zeegrassengemeenschap (Hopper and Meyers, 1967). Niet-tegenstaande het rijk voedselaanbod in dit studiegebied, worden uitsluitend grote hoeveelheden *Diplones* en *Nitzschia* waargenomen in de darm van *D. fistulatum*, waardoor een zeer selectieve voedselopname wordt verondersteld.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (23 - 27)	marien	fijn 0.20	-	goed	1.6 %
Hopper, Meyers, 1967	Biscayne bay Florida	ondiep, beschut zeegrassen		fijn	slib-rijk	slecht (+schelpen)	56.6 %
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	zeer fijn	23-26 %	goed	0.2 %
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	zeer fijn	-	goed	0.5 %

Tabel 12.14.: zie legende Tabel 12.4., p.277.

### Besluit

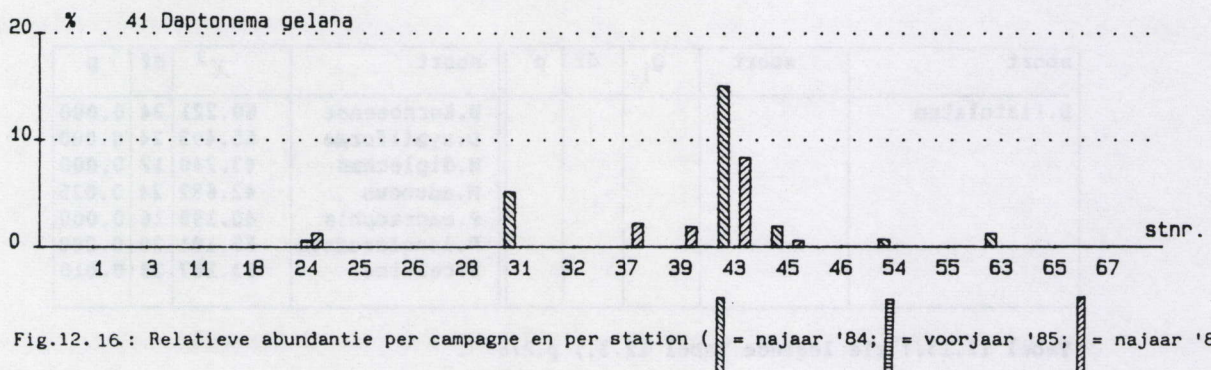
De verspreiding van *Daptonema fistulatum* is beperkt tot, en typisch voor goed gesorteerd fijn en zeer fijn zand, onafhankelijk van het percentage slib. Verder prefereert deze soort vooral stabiele substraten.

### DAPTONEMA GELANA

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.16.) :

De hoogste abundanties van *Daptonema gelana* worden aangetroffen tijdens beide najaarscampagnes in station 43 (respectievelijk 15 en 8 %) en tijdens het najaar van '84 in station 31 (5 %). Verder wordt deze soort nog teruggevonden tijdens het najaar op de ondiepe platen in de nabijheid van de Oosterscheldegeul en op de Vlake van de Raan. Tijdens de voorjaarscampagne wordt *D. gelana* slechts met één individu teruggevonden in station 24.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.17.) :

*D. gelana* heeft een uitgesproken affiniteit voor medium zand (68 % van de replica's waarin deze soort voorkomt heeft een mediumzandig sediment. Verder is haar voorkomen beperkt tot slibarme stations (< 6 % slib).



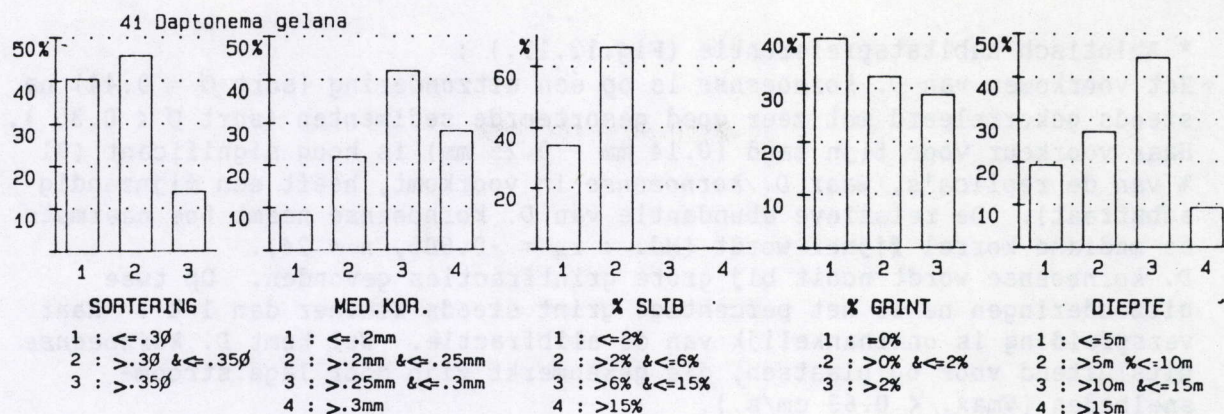


Fig. 12.17.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2.) :

Als niet-selectieve detritusetter wordt *D. gelana* significant meer gevonden samen met hogere abundanties van deze voedingsgroep.

Literatuur

*D. gelana* wordt verder niet vermeld in één van de ecologische studies.

Besluit

*Daptonema gelana* is geen abundante soort in de Voordelta. Haar voorkomen is meestal verbonden met slibarme, mediumzandige substraten.

DAPTONEMA KORNOEENSE

Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.18.) :

*Daptonema kornoeense* wordt slechts in station 1 steeds met hoge abundanties (3-10 %) teruggevonden. Verder is deze soort vooral tijdens de eerste twee campagnes dominant in de stations 26, 32 en 45 (tot 19 %). *D. kornoeense* wordt tijdens de eerste en de derde campagne niet in dezelfde stations teruggevonden. Ze is het meest frekwent aanwezig (8 van de 20 stations) tijdens het voorjaar.

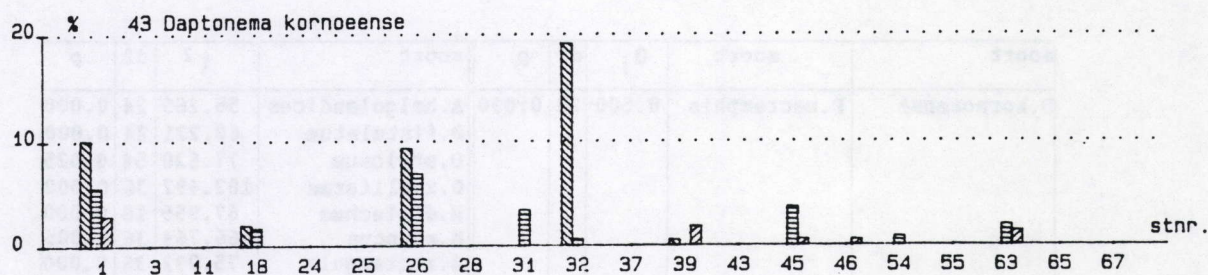


Fig.12.18.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( ▨ = najaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).



\* Abiotisch habitatspreferentie (Fig.12.19.) :

Het voorkomen van *D. kornoeense* is op één uitzondering (sort  $\emptyset = 0.44$ ) na steeds gekorreleerd met zeer goed gesorteerde sedimenten (sort  $\emptyset < 0.35$ ). Haar voorkeur voor fijn zand (0.14 mm - 0.25 mm) is hoog significant (91 % van de replica's, waar *D. kornoeense* in voorkomt, heeft een fijnzandig substraat). De relatieve abundantie van *D. kornoeense* neemt toe naarmate de mediane korrel fijner wordt (Md. :  $r_s = -0.605$ ,  $n = 24$ ). *D. kornoeense* wordt nooit bij grote grintfracties gevonden. Op twee uitzonderingen na is het percentage grint steeds kleiner dan 1 %. Haar verspreiding is onafhankelijk van de slibfractie. Wel komt *D. kornoeense* uitsluitend voor op plaatsen, die gekenmerkt zijn door lage stroom-snelheden ( $V_{max} < 0.63$  cm/s.).

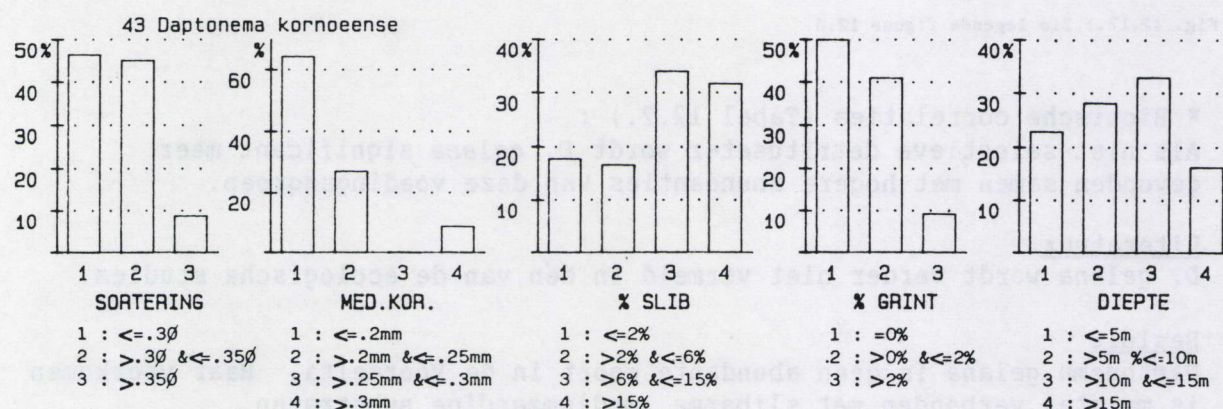


Fig. 12.19.: Zie legende figuur 12.3.

\* Abiotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.15.) :

Als niet-selectieve detritusetter wordt *D. kornoeense* meestal samen met hoge abundanties van dit voedingstype aangetroffen. De abundanties van de predatoren/omnivoren zijn telkens laag in de replica's waar *D. kornoeense* aanwezig is. Dit is in overeenstemming met de correlaties van deze voedingsgroepen met de mediane korrelgrootte. *D. kornoeense* is op kwalitatieve basis significant gecorreleerd met *Paralongicyatholaimus macramphis*. Op kwantitatieve basis worden met meerder soorten significante correlaties vastgesteld (Tabel 12.15.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>D. kornoeense</i>	<i>P. macramphis</i>	0.500	28	0.050	<i>A. helgolandicus</i>	55.265	24	0.000
					<i>D. fistulatum</i>	60.221	24	0.000
					<i>D. stylosum</i>	77.620	54	0.025
					<i>D. xyaliiforme</i>	102.497	36	0.000
					<i>M. diplechma</i>	67.955	18	0.000
					<i>M. aduncus</i>	66.764	36	0.005
					<i>O. rectangula</i>	75.292	36	0.000
					<i>P. thaumasius</i>	53.767	30	0.005
					<i>P. macramphis</i>	88.589	24	0.000
					<i>P. longicaudata</i>	104.088	30	0.000
					<i>R. inaequalis</i>	38.865	18	0.005
					<i>T. mirabilis</i>	68.031	42	0.010

Tabel 12.15.: zie legende Tabel 12.3., p. 276 .



## Literatuur

*D. kornoeense* wordt verder niet vermeld in ecologische studies.

## Besluit

*Daptonema kornoeense* is een typische soort voor zeer goed gesorteerd, grintarm, fijn zand, onafhankelijk van het percentage slib. Haar verspreiding is bijna beperkt tot de hydrodynamisch minst verstoorde stations, die gekenmerkt zijn door een relatief stabiel sediment.

## DAPTONEMA PROPRIUM

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.20.) :

*Daptonema proprium* wordt tijdens de drie campagnes met lage abundanties (< 1 %) teruggevonden in station 32. Hogere abundanties van deze soort worden aangetroffen in station 46 tijdens beide najaarscampagnes (respectievelijk met 16 en 8 %), en in station 26 tijdens het najaar van '85 met 31.4 %. In de overige stations wordt deze soort slechts sporadisch en met lage abundanties aangetroffen.

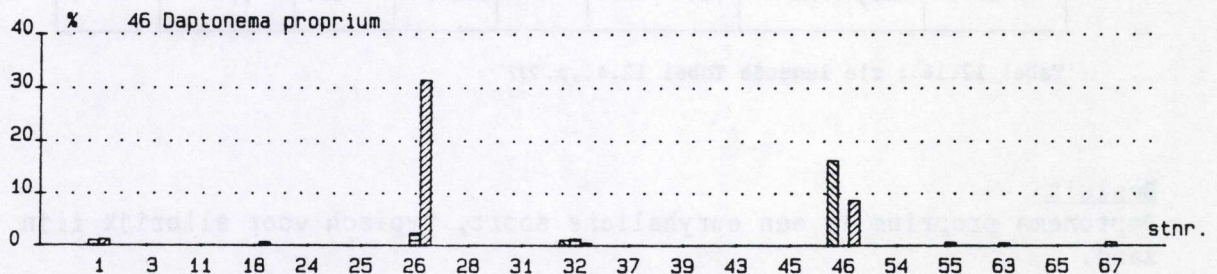


Fig.12.20: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).

#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.21.) :

De verspreiding van *D. proprium* is significant meer geassocieerd met slibrijk, fijn zand (87 % van de replica's met deze soort wordt gekenmerkt door meer dan 6 % slib, terwijl evenveel replica's worden gekenmerkt door fijn zand). Haar verspreiding is, op telkens één individu in station 18 en station 63 na, beperkt tot de diepere geulen.

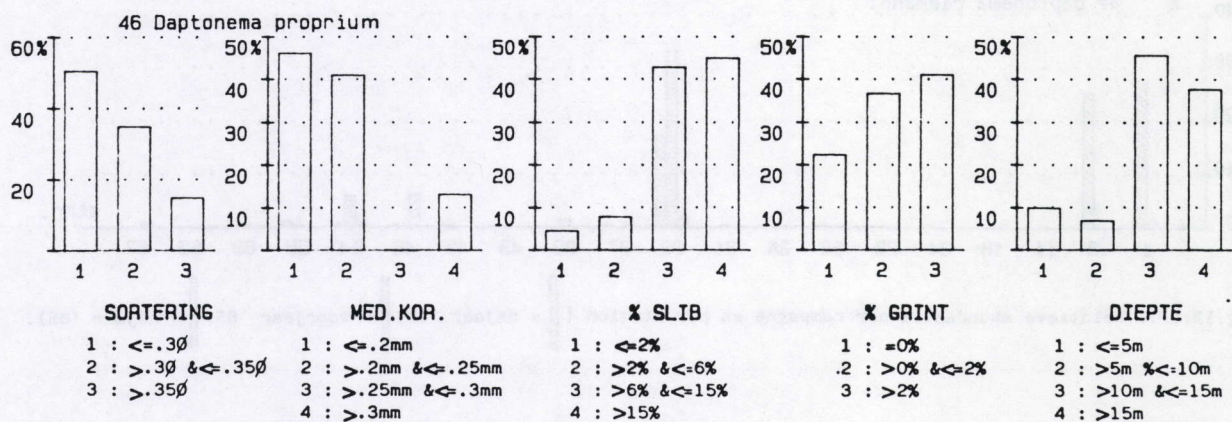


Fig. 12.21.: Zie legende figuur 12.3.



\* Biotische correlaties (Tabel 12.2.) :

*D. proprium* wordt significant meer aangetroffen met hogere abundanties van de niet-selectieve detrituseters, en met lage abundanties van de predatoren/omnivoren en de epistratumeters.

#### Literatuur (Tabel 12.16.)

Deze soort wordt regelmatig, zij het met lage abundanties teruggevonden in fijn zand tot slibrijk zand ter hoogte van de Duitse Bocht. Ze wordt niet aangetroffen in brakke milieus.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	0.08-0.100	23%	goed	1.2%
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200 0.200	- 25%	homogeen ,,	+ +

Tabel 12.16.: zie legende Tabel 12.4., p. 277

#### Besluit

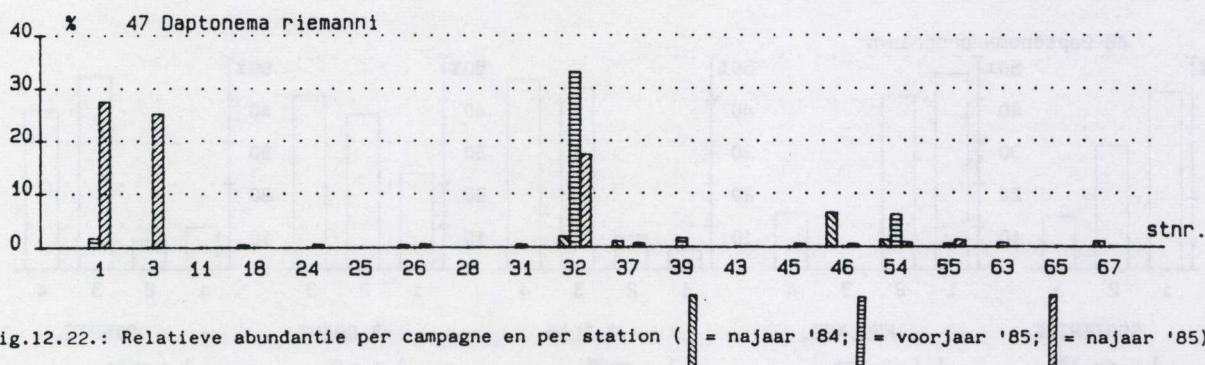
*Daptonema proprium* is een euryhaliene soort, typisch voor slibrijk fijn zand.

#### DAPTONEMA RIEMANNI

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.22.) :

*Daptonema riemanni* wordt steeds met hoge abundanties aangetroffen in station 32 (2 - 33%). Hogere abundanties (6 tot 28 %) van deze soort zijn verder nog aanwezig in de stations 1 en 3 tijdens het najaar '84 en in station 54 tijdens het voorjaar.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.23.) :

Het is een eurytope soort met een lichte affiniteit voor de meest slibrijke stations (66 % van de replica's waarin deze soort wordt aangetroffen, wordt gekenmerkt door een slibfractie van meer dan 6 %).

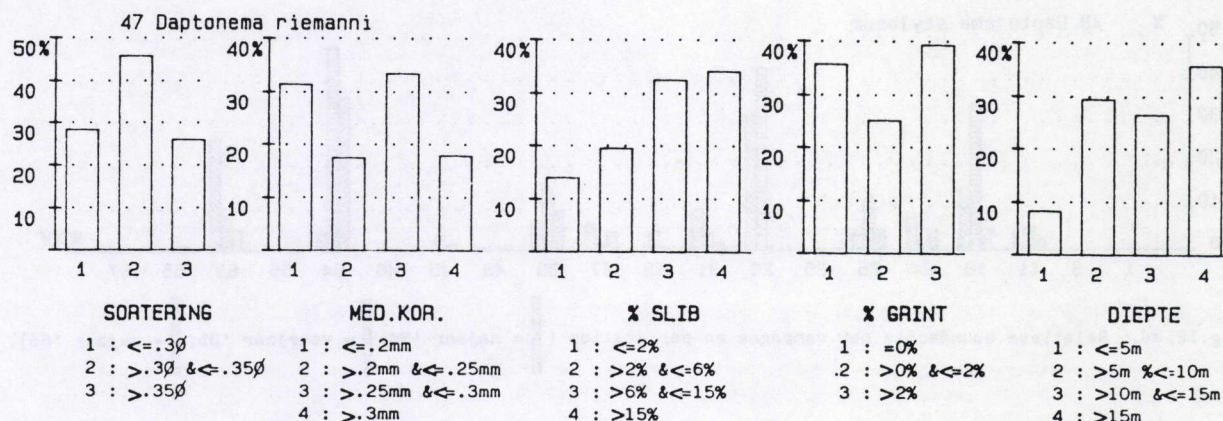


Fig. 12.23.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2.) :

*D. riemanni* wordt significant meer aangetroffen bij hogere abundanties van de niet-selectieve detrituseters en lagere abundanties van de predatoren/omnivoren.

Literatuur (Tabel 12.17.)

Platt (1977) vindt deze soort uitsluitend terug in het meest detritusrijke station van zijn studiegebied.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md (mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Platt, 1977	Strangford N.Ierland	litt.	30- 37‰	0.125	+	0.15	3.1%

Tabel 12.17.: zie legende Tabel 12.4., p.277

Besluit

*Daptonema riemanni* is een algemene soort in slibrijk zand.

DAPTONEMA STYLOSUM

Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.24.) :

*Daptonema stylosum* is een dominante soort in de Voordelta. Hoge abundanties worden gevonden (4 tot 50 %) in de stations 11, 18, 24, 25, 28, 31, 32, 37, 39, 54 en 63. Haar voorkomen en dominantie is relatief stabiel in de tijd. Ze is in negen stations continu aanwezig, en in drie stations wordt ze minstens tijdens twee campagnes teruggevonden. De temporele fluctuaties van de relatieve abundanties zijn niet gelijk voor alle stations. In vijf stations (18, 25, 28, 39 en 54) worden de hoogste abundanties gevonden tijdens het voorjaar. In station 63 is de dominantie (26 %) veel hoger tijdens het najaar '85 dan tijdens de twee



eerste campagnes (respectievelijk 3 en 8 %). Dit is in tegenstelling tot het naburig station 54, waar *D. stylosum* uitgesproken dominant is tijdens de eerste twee campagnes (respectievelijk 37 en 48 %), en slechts voor 5 % bijdraagt tot de totale nematodengemeenschap tijdens het najaar '85.

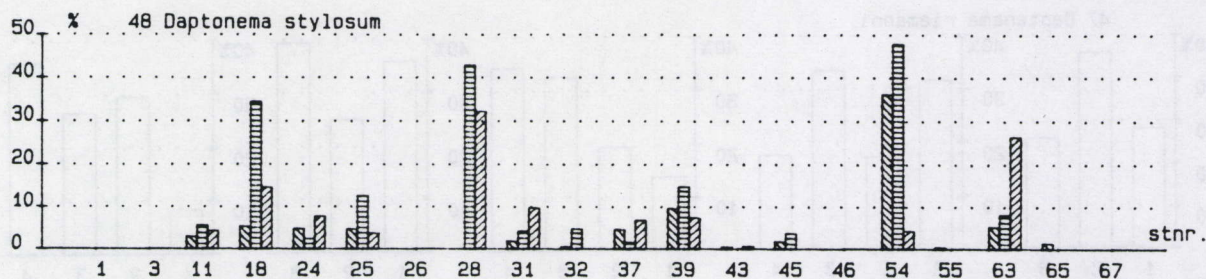


Fig.12.24.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).

\* Abiotisch habitatspreferentie (Fig.12.25.) :

*D. stylosum* is niet gecorreleerd met een bepaalde korrelgrootte of sorteringsgraad van het sediment. Deze soort wordt wel uitsluitend teruggevonden in slibarme substraten (< 5 % slib). Daarnaast is ze significant meer aanwezig in grintarme stations (in 82 % van de replica's met deze soort bedraagt de grintfractie minder dan 1 %). Door bovenstaande correlaties is het voorkomen van *D. stylosum* bijna volledig beperkt tot, maar algemeen over de ondiepe platen. Ze wordt slechts met zeer lage abundanties teruggevonden in de Westerscheldegeul. Ze is afwezig in de Grevelingengeul en het diepe station 1 in het noorden. In de Oosterscheldegeul wordt ze iets frekwenter gevonden, zij het nog steeds met lage abundanties. De afwezigheid van *D. stylosum* in de geulen is niet altijd te wijten aan hoge slibfracties. Ook bij een klein percentage slib ontbreekt ze in deze stations. *D. stylosum* ontbreekt in station 3, als enige ondiep station, maar gekenmerkt door een zeer typische fauna ten gevolge van een verhoogde zoetwatertoevoer.

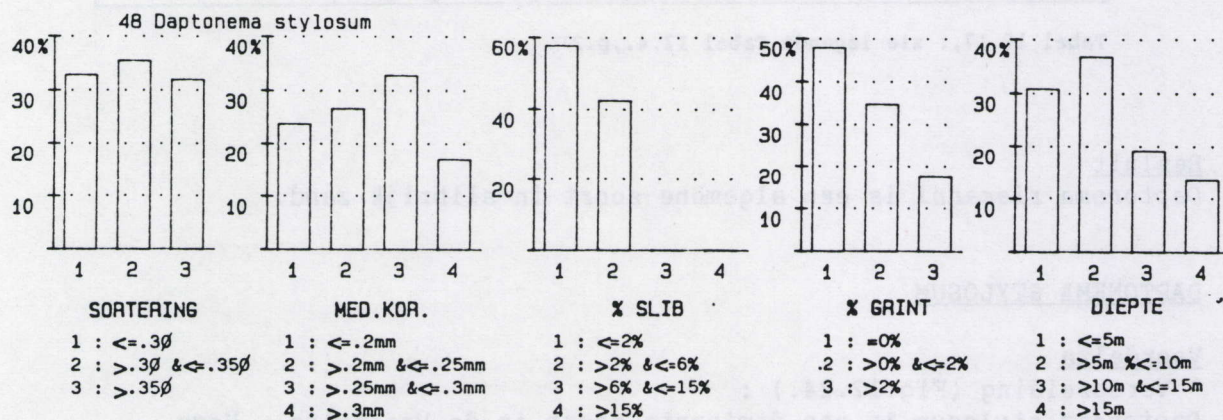


Fig. 12.25.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.3. en 12.18.) :

*D. stylosum* wordt vooral in meer diverse gemeenschappen teruggevonden. Haar voorkomen is gecorreleerd met hogere percentages van de predatoren/omnivoren, welke een gelijkaardige voorkeur hebben voor slibarme substraten. Verder zijn het voorkomen en de relatieve abundanties van



deze soort significant gecorreleerd met verscheidene soorten (Tabel 12.18.).

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
D.stylosum	B.capacosus	0.561	57	0.000	B.capacosus	126.559	54	0.000
	E.spiculoham.	0.493	73	0.000	D.albaensis	62.856	36	0.005
	E.propinquus	0.535	71	0.000	E.propinquus	73.583	54	0.050
	G.longicauda.	0.610	59	0.000	M.ostracion	73.954	45	0.005
	M.ostracion	0.583	60	0.000	T.mirabilis	67.304	36	0.005
	O.perfectus	0.742	66	0.000	E.spiculohamat.	100.370	63	0.005
	P.pentodon	0.492	69	0.000	G.longicaudatus	84.618	45	0.000
	V.franzli	0.547	73	0.000	M.aduncus	95.587	54	0.000
	V.langrunens.	0.506	75	0.000	O.perfectus	132.294	54	0.000
					R.lyngei	92.219	45	0.000
					T.intestinalis	73.521	45	0.005
					D.kornoeense	77.620	54	0.025

Tabel 12.18.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.19.)

D. stylosum wordt meestal teruggevonden in fijn zand. Ze ontbreekt zowel in grof zand als in slibrijke sedimenten. Deze affiniteit voor kleine slibfracties is in overeenstemming met de correlaties die in de Voordelta werden vastgesteld. Platt (1977) beschreef D. stylosum reeds als een stenotope soort in de intergetijdenzone van Strangford Lough. De verspreiding van D. stylosum is hier beperkt tot fijnzandige, slibarme en onverstoorde habitats tegen de laagwaterlijn. Ze wordt niet teruggevonden hoger op het strand.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (23 - 27)	marien	0.200	-	goed	0.6 %
Platt, 1977	Strangford L. (N.Ierland)	litt.	28-38 %	0.146 0.196	- -	zeer goed zeer goed	1 60
Bouwman, 1983	Waddenzee	sublitt.	28 %	0.125		zeer goed	1.9 %
Willems et al, 1982a	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	0.188-0.230	< 1 %	goed	3.2 %

Tabel 12.19.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

Daptonema stylosum is beperkt tot, maar tevens typisch en zeer abundant in marien, slibarm, fijn tot medium zand. Ze is algemeen verspreid en dikwijls uitgesproken dominant op de ondiepe platen van de Voordelta. Ze wordt zelfs bij een kleine slibfractie nooit aangetroffen in de geulen of andere diepe stations.

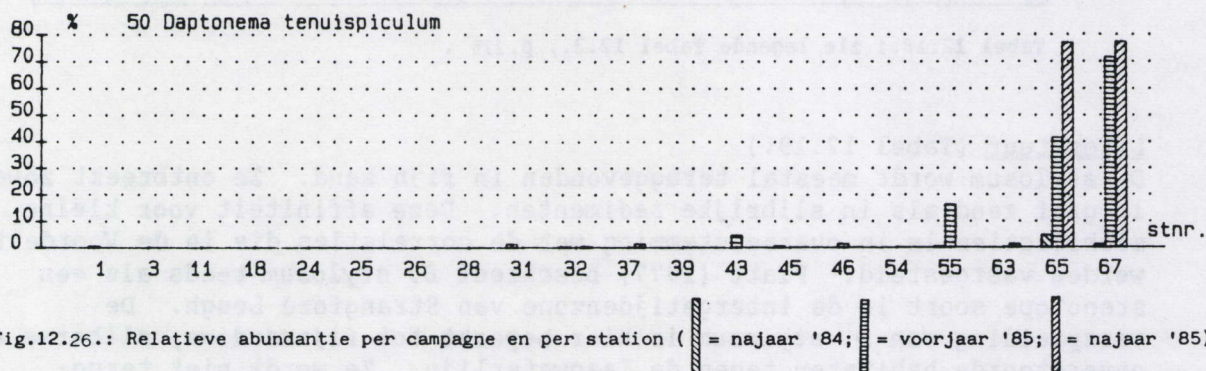


## DAPTONEMA TENUISPICULUM

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.26.) :

Met uitzondering van de Wester- en de Oosterscheldegeul, wordt *Daptonema tenuispiculum* slechts sporadisch en steeds met lage abundanties aangetroffen. Ze is slechts eenmalig en met een relatieve abundantie van minder dan 1.5 % aanwezig in de stations 31, 37, 45 en 63, die allen gelegen zijn op platen ten noorden van de Grevelingenmonding. In de Westerscheldegeul (stations 65 en 67) worden vooral tijdens de twee laatste campagnes zeer hoge abundanties gevonden (tot meer dan 70 %). In enkele stations van de Oosterscheldemonding (stations 43 en 55) is *D. tenuispiculum* relatief abundant tijdens het voorjaar '85 (resp. 6 en 2.5 %).



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.27.) :

*D. tenuispiculum* vertoont een lichte affiniteit voor de minst gesorteerde sedimenten. (61 % van de replica's waarin deze soort aanwezig is, wordt gekenmerkt door een matig gesorteerd substraat). Het voorkomen van *D. tenuispiculum* is verder typisch voor stations, die gekenmerkt zijn door een onstabiele sedimentsamenstelling. Ze is uitgesproken dominant in de meest verstoorde milieus, die onder invloed staan van sterke stromingsverschillen waardoor tijdelijke slibaccumulaties optreden. Haar relatieve abundantie is significant gecorreleerd met de diepte ( $r_s = 0.402$ ,  $n = 20$ ).

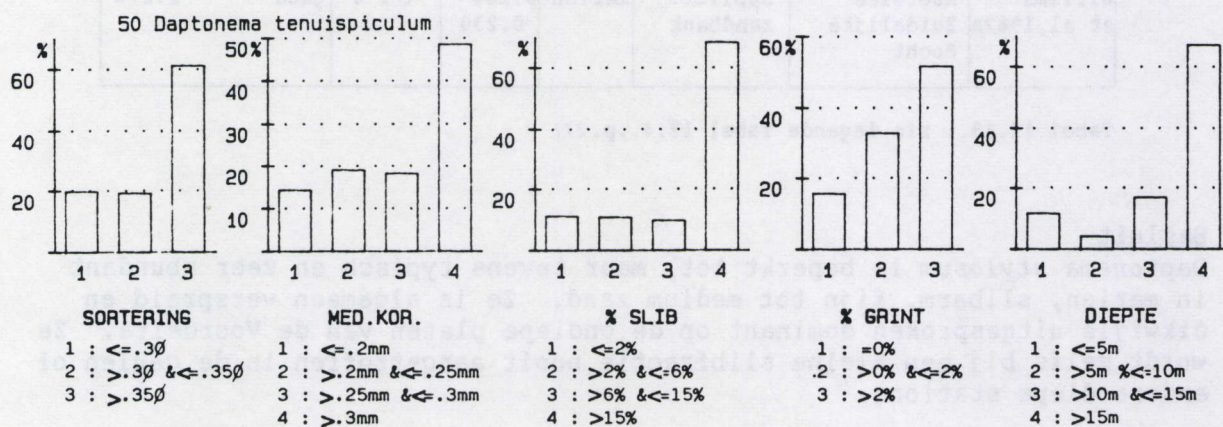


Fig. 12.27.: Zie legende figuur 12.3.



\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.20.) :

Door haar positieve correlatie met de slibfractie, is *D. tenuispiculum* negatief gecorreleerd met de relatieve abundanties van de predatoren/omnivoren, welke eerder slibarme habitats prefereren. *D. tenuispiculum* is op kwalitatieve basis hoog significant gecorreleerd met *Ascolaimus elongatus*, *Dichromadora cucullata*, *Metoncholaimus scanicus*, *Prochromadorella attenuata*, *Sabatieria punctata* en *Spirinia parasitifera*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>D.tenuispiculum</i>					<i>A.elongatus</i>	136.356	36	0.000
					<i>D.cucullata</i>	54.896	24	0.000
					<i>M.scanicus</i>	84.828	36	0.000
					<i>P.attenuata</i>	66.344	30	0.000
					<i>S.punctata</i>	96.602	54	0.000
					<i>S.parasitifera</i>	86.356	30	0.000

Tabel 12.20.: zie legende Tabel 12.3., p.276.

#### Literatuur (Tabel 12.21.)

*D. tenuispiculum* is uitgesproken dominant in de slibrijke en sterk vervuilde stations van de Belgische oostkust (Heip et al., 1984). Ze wordt verder met lage abundanties regelmatig teruggevonden over het verloop van gans de Belgische kust. De verticale distributie van *D. tenuispiculum* beperkt zich tot de bovenste centimeter van het sediment. Als goede zwemmer zou deze soort gemakkelijk kunnen overleven in de flocculente sliblaag (Heip et al., 1984). Deze gegevens zijn in overeenstemming met de gemeenschappen die tijdens onze studie in de monding van de Westerscheldegeul werden geobserveerd. Gelijkaardige gemeenschappen worden beschreven door Govaere et al. (1980). Warwick en Buchanan (1970) vinden *D. tenuispiculum* met lage abundanties terug in slibarm fijn zand. Verder wordt deze soort met relatief hoge abundanties teruggevonden op de slibplaten in de monding van het gepollueerd Forth-estuarium (Moore, 1987).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Warwick, Buchanan, 1970	North- Umberland (Gr.Br.)	sublitt.(35) (54)	marien	0.103	-	0.91	1.5 %
				0.145	-	0.49	0.7 %
Govaere et al,1980	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt.	marien	<0.20	slib- rijk	-	+++

Tabel 12.21.: zie legende Tabel 12.4.,p.277

#### Besluit

De uitgesproken dominantie van *Daptonema tenuispiculum* blijkt een zeer goede indicator te zijn voor onstabiele slibaccumulaties. Deze slibaccumulaties treden vooral op in gebieden, die onderhevig zijn aan sterke stromingsverschillen, waardoor grote hoeveelheden slib worden vervoerd die tijdelijk bezinken. *D. tenuispiculum* wordt niet



teruggevonden in stabiel slib. De subdominantie van *D. tenuispiculum* wijst nog steeds op hydrodynamisch verstoorde milieus (vb. stations 55 en 43 van de Oosterscheldegeul), gekenmerkt door grote stroomsnelheden of een onstabiele sedimentsamenstelling. In deze stations is de slibfractie echter veel kleiner en minder variabel. *D. tenuispiculum* wordt tenslotte nog sporadisch teruggevonden in fijn tot medium zand. Het is een tolerante soort voor vervuiling.

## DAPTONEMA XYALIFORME

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.28.) :

*Daptonema xyaliforme* is tijdens de drie staalnamecampagnes relatief abundant in de stations 1 en 26 (2 - 19 %). Verder worden nog hoge abundanties van deze soort aangetroffen in station 55 (tot 8 %). In de overige stations verschijnt *D. xyaliforme* eerder sporadisch en met lage abundanties (< 2%). Ze wordt slechts in zeven van de 17 stations meer dan één maal teruggevonden.

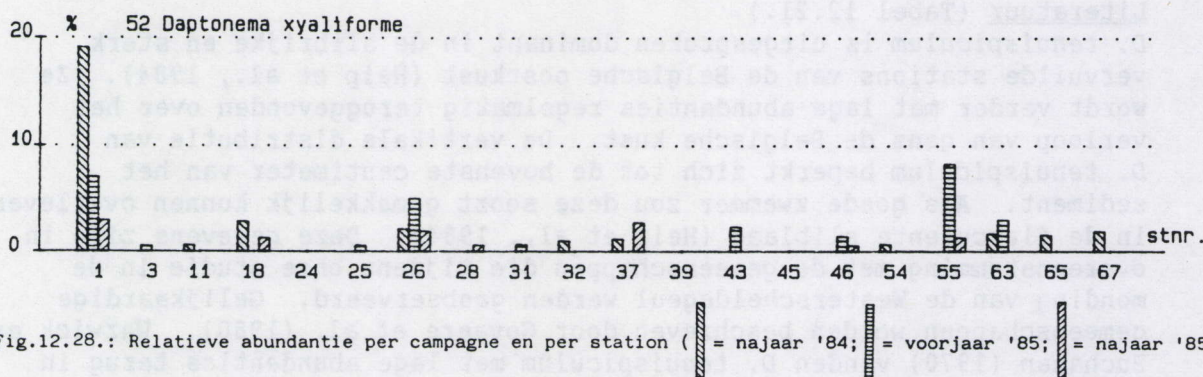


Fig.12.28.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.29.):

Er wordt slechts een lichte affiniteit voor de meest fijnzandige sedimenten vastgesteld. De verspreiding van *D. xyaliforme* is echter in de Voordelta niet beperkt tot een bepaalde range van één van de bestudeerde abiotische kenmerken. Wel zijn de hogere abundanties geconcentreerd in de diepere stations (1, 26, 43 en 55), op de Westerscheldegeul na (diepte :  $r_s = 0.412$ ,  $n = 35$ ).

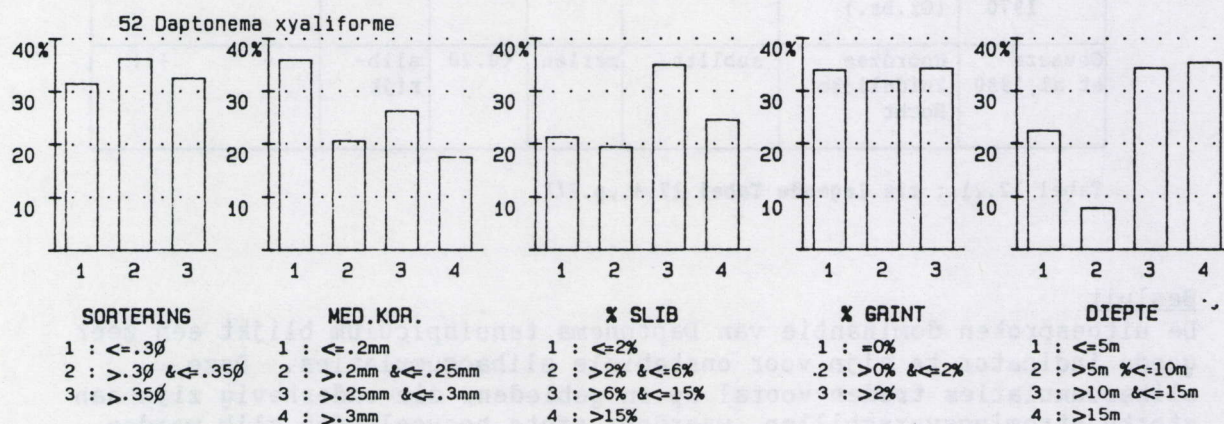


Fig. 12.29.: Zie legende figuur 12.3.



\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.22.) :

*D. xyaliforme* is gecorreleerd met de meest soortenrijke gemeenschappen. Als niet-selectieve detritusetter is deze soort significant meer aanwezig bij hoge abundanties van deze voedingsgroep, en bij lage abundanties van de predatoren/omnivoren (2B :  $r_s = -0.464$ ,  $n = 35$ ). *D. xyaliforme* is uitsluitend op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met *D. fistulatum*, *D. kornoeense*, *Mesacanthion diplochma*, *Paracanthochus thaumasius*, *Paralongicyatholaimus macramphis*, *Richtersia inaequalis*, *Sabatieria celtica*, *S. punctata* en *Spirinia parasitifera*.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>D. xyaliforme</i>					<i>D. fistulatum</i>	65.493	24	0.000
					<i>D. kornoeense</i>	102.497	36	0.000
					<i>M. diplochma</i>	53.825	18	0.000
					<i>P. thaumasius</i>	125.049	30	0.000
					<i>P. macramphis</i>	109.520	24	0.000
					<i>R. inaequalis</i>	32.118	18	0.025
					<i>S. celtica</i>	80.473	42	0.000
					<i>S. punctata</i>	95.072	54	0.000
					<i>S. parasitifera</i>	48.642	30	0.025

Tabel 12.22.: zie legende Tabel 12.3.

### Literatuur

*Daptonema xyaliforme* wordt niet als een dominante soort weergevonden.

### Besluit

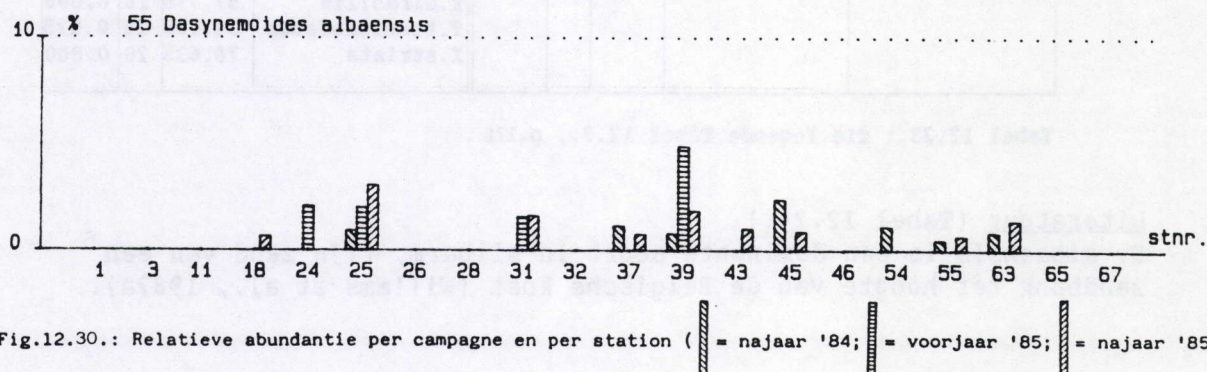
Op sedimentologisch vlak is *Daptonema xyaliforme* niet gelimiteerd in de Voordelta. Wel komt ze frekwenter meer en meer abundant voor in diepere geulstations, op de sterk verstoorde stations van de Westerscheldemonding na.

## DASYNEMOIDES ALBAENSIS

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.30.) :

*Dasyneoides albaensis* is in geen enkel station uitgesproken dominant. De hoogste relatieve abundanties worden gevonden in de stations 25 en 39 (tot 5 %). In de overige stations is de relatieve abundantie van deze soort steeds kleiner dan 3 %. In zeven van de 11 stations wordt *D. albaensis* meer dan één maal aangetroffen en in de stations 25 en 39 is deze soort tijdens alle campagnes aanwezig.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.31.) :

*D. albaensis* is nooit aanwezig in fijnzandige stations met een mediane korrel kleiner dan 0.19 mm. De slibfractie, waarbij deze soort wordt aangetroffen, is steeds kleiner dan 5 % , maar haar voorkomen is niet typisch voor slibarme stations. Ze ontbreekt praktisch volledig in de diepere stations.

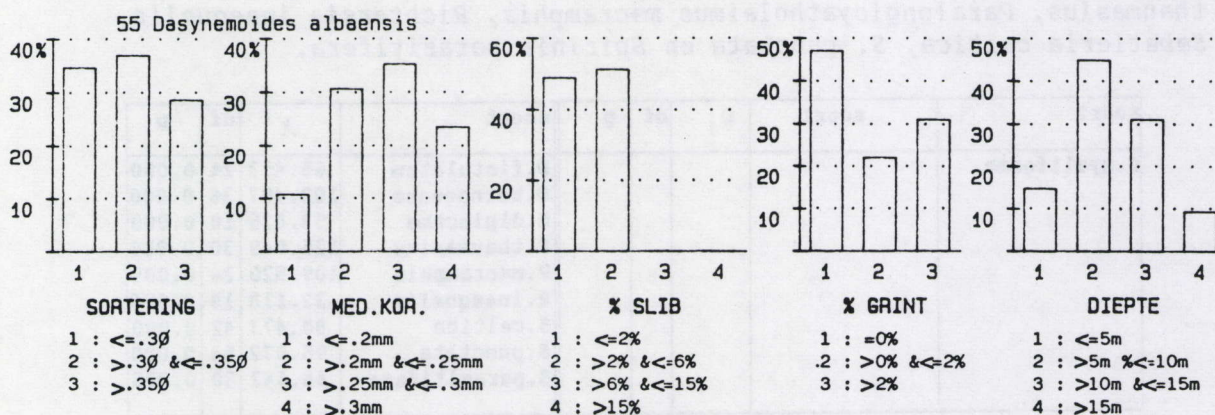


Fig. 12.31.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.23.) :

*D. albaensis* wordt significant meer in de meest soortenrijke stations teruggevonden. Als selectieve detritusetter is deze soort zelf verantwoordelijk voor de hogere relatieve abundanties van deze voedingsgroep in bepaalde stations (1A :  $r_s = 0.455$ ,  $n = 29$ ). Door haar affiniteit voor slibarme substraten is deze soort significant meer aanwezig in stations met hogere abundanties aan predatoren/omnivoren. Zowel het voorkomen als de relatieve abundanties van *D. albaensis* zijn hoog significant gecorreleerd met die van *Xyala striata*. Verder worden op kwantitatieve basis nog correlaties gevonden met verscheidene andere soorten (Tabel 12.23.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>D.albaensis</i>	<i>X.striata</i>	0.550	40	0.000	<i>B.capacosus</i>	38.668	24	0.050
					<i>D.stylosum</i>	62.856	36	0.005
					<i>E.spiculohamat.</i>	129.207	28	0.000
					<i>G.longicaudatus</i>	46.197	20	0.000
					<i>L.aphanothecae</i>	49.524	16	0.000
					<i>M.aduncus</i>	86.721	24	0.000
					<i>M.marinus</i>	39.954	20	0.010
					<i>M.ostracion</i>	38.378	20	0.010
					<i>O.perfectus</i>	56.862	24	0.000
					<i>T.mirabilis</i>	57.796	16	0.000
					<i>T.tenuicaudatus</i>	34.986	20	0.025
					<i>X.striata</i>	78.635	20	0.000

Tabel 12.23.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur (Tabel 12.24.)

*D. albaensis* is een dominante soort in slibarm, fijn zand van een zandbank ter hoogte van de Belgische kust (Willems et al., 1982a).



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Willems et al, 1982	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	0.188-0.230	< 1%	goed	5.5 %

Tabel 12.24.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

*Dasyneoides albaensis* wordt uitsluitend teruggevonden bij kleine slibfracties (< 5 %). Haar voorkomen is tevens beperkt tot, en karakteristiek voor, sedimenten waarvan de mediane korrelgrootte meer dan 0.18 mm bedraagt. Als gevolg van deze correlaties met de sediment-samenstelling wordt ze praktisch uitsluitend aangetroffen op de ondiepe platen.

### DICHROMADORA CUCULLATA

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.32.) :

*Dichromadora cucullata* is tijdens de drie campagnes aanwezig in de stations 24 en 25, zij het met lage relatieve abundanties (1 - 3 %). Haar abundanties zijn iets hoger ter hoogte van de Oosterscheldegeul (tot 4 % in station 43 en station 55) in vergelijking tot de overige stations. In acht van de 13 stations wordt *D. cucullata* slechts éénmalig teruggevonden.

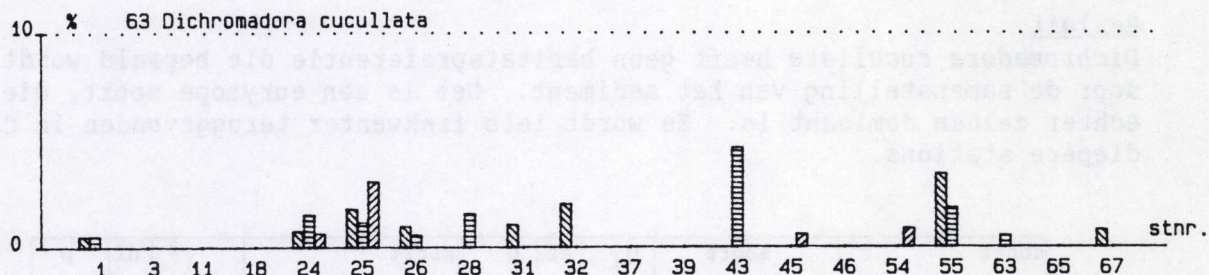


Fig.12.32.: Relatieve abundantie per campagne en per station (□ = najaar '84; ▨ = voorjaar '85; ■ = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.33.) :

De verspreiding van *D. cucullata* is in de Voordelta niet gelimiteerd door één van de bestudeerde abiotische factoren. Ze wordt, op de Westerscheldegeul na, iets frekwenter teruggevonden in de diepere stations (76 % van de replica's waarin deze soort wordt teruggevonden, is afkomstig vanop meer dan 10 m diepte).



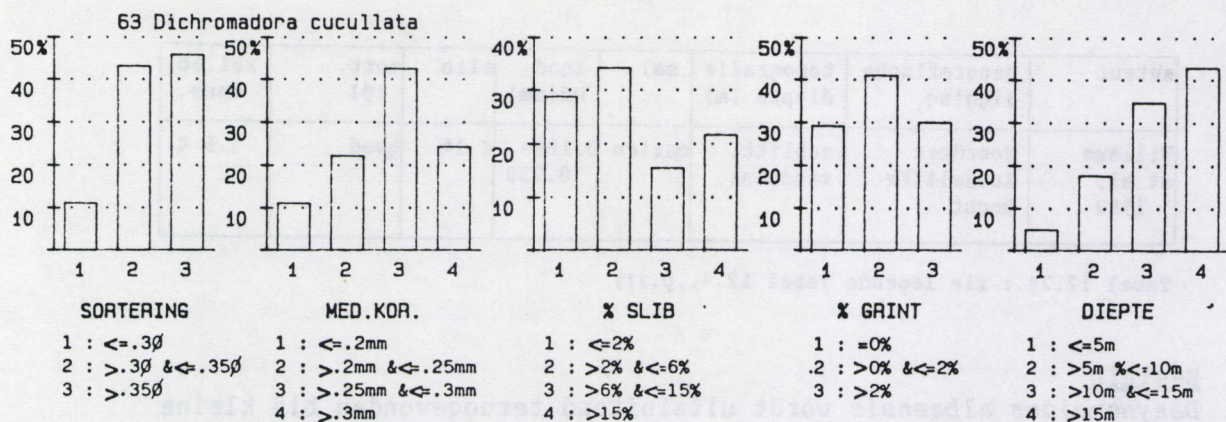


Fig. 12.33.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.25.) :

Als epistratometer is het voorkomen van *D. cucullata* gecorreleerd met hogere abundanties van deze voedingsgroep. Ook wordt *D. cucullata* significant meer teruggevonden in de meest soortenrijke stations. Deze soort is uitsluitend op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met verscheidene soorten (Tabel 12.25.).

Literatuur (Tabel 12.26.)

*D. cucullata* wordt teruggevonden in substraten variërend van slib en slibrijk zand tot slibarm, fijn en medium zand. Lorenzen (1974) beschouwde *D. cucullata* reeds als een eurytope soort. In de inter-getijdenzone van de monding van de Clyde wordt *D. cucullata* zowel in de sterk vervuilde, als in de zuivere en fijnzandige sedimenten teruggevonden (Lambhead, 1986).

Besluit

*Dichromadora cucullata* heeft geen habitatspreferentie die bepaald wordt door de samenstelling van het sediment. Het is een eurytope soort, die echter zelden dominant is. Ze wordt iets frekwenter teruggevonden in de diepere stations.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>D. cucullata</i>					<i>D. tenuispiculum</i>	54.896	24	0.000
					<i>M. scanicus</i>	40.796	24	0.025
					<i>M. marinus</i>	53.981	20	0.000
					<i>P. thaumasius</i>	39.815	20	0.010
					<i>P. attenuata</i>	65.225	20	0.000
					<i>P. longicaudata</i>	41.468	20	0.005
					<i>S. parasitifera</i>	36.573	20	0.025
					<i>T. interstitialis</i>	44.730	20	0.005
					<i>X. striata</i>	45.206	20	0.005

Tabel 12.25.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt.(30)	marien	grof	+		3.6 %
		(24 - 27)		0.200	-	homogeen	2.1 %
		(35)		0.200	25 %	homogeen	0.8 %
		(20 - 25)		-	100 %		0.7 %
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	0.084-0.103	23-26 %	goed	0.9 %
Willems et al, 1982a	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt.	marien	0.234-0.281	0.14-1.61 %	2 - 8 % grint	2.8 %
Boucher, 1981	Baie de Morlaix (Fr)	sublitt. (19)	marien	fijn	-	goed	2.1 %

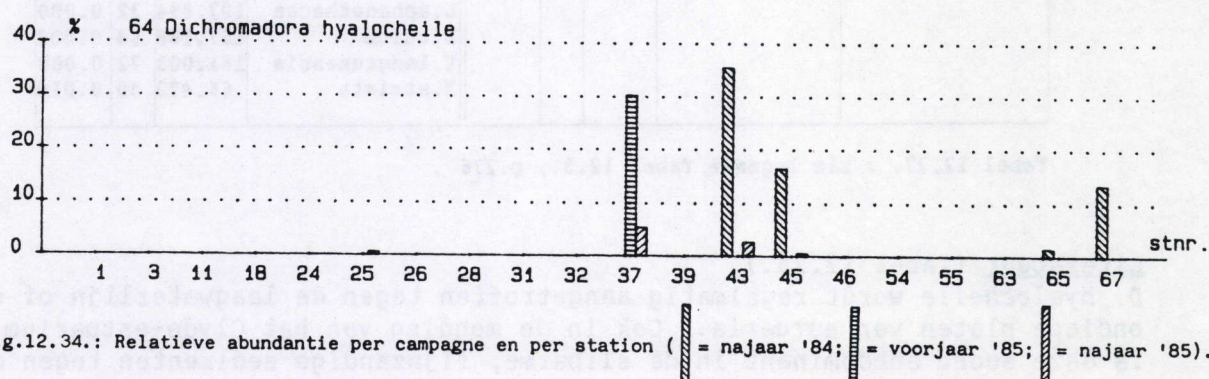
Tabel 12.26.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### DICHROMADORA HYALOCHEILE

#### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.34.) :

De verspreiding van *Dichromadora hyalocheile* is, op station 25 na, beperkt tot het Oosterschelde- en het Westerscheldegebied. Vooral ter hoogte van de Oosterscheldemonding is *D. hyalocheile* zowel op de platen (stations 37 en 45) als in de geul (station 43) een dominante soort (tot 35 %). Opmerkelijk is dat in de stations 43 en 45 *D. hyalocheile* een dominante soort is tijdens de najaarsperioden (2 tot 35 %), terwijl ze in deze stations ontbreekt tijdens het voorjaar. In station 37 is deze soort niet aanwezig tijdens de eerste campagnes, terwijl ze steeds dominant (5 tot 30 %) is tijdens het voor- en het najaar van '85. In de Westerscheldegeul wordt *D. hyalocheile* uitsluitend aangetroffen tijdens het najaar '84 (tot 6 %).



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.35.) :

*D. hyalocheile* wordt slechts eenmalig en met lage abundanties (0.61 %) teruggevonden in fijn zand. Ze heeft een uitgesproken affiniteit voor de meest grove sedimenten (Md. > 0.23 mm) in de Voordelta. Haar abundantie neemt zelfs toe, naarmate de mediane korrelgrootte groter wordt ( $r_s = 0.390$ ,  $n = 14$ ). Deze soort wordt regelmatig aangetroffen in de meest grintrijke stations (67 % van de replica's met deze soort heeft een



grintfractie die groter is dan 1 %), alhoewel deze habitatspreferentie haar verspreiding niet limiteert. In station 43, bijvoorbeeld, met een kleine grintfractie (< 0.5 %), is *D. hyalocheile* een dominante soort. Dit station is echter wel gekenmerkt door een hoge maximale stroom-snelheid in vergelijking tot de overige stations van de Voordelta. Verder is haar verspreiding beperkt tot slibarme stations (< 6 %).

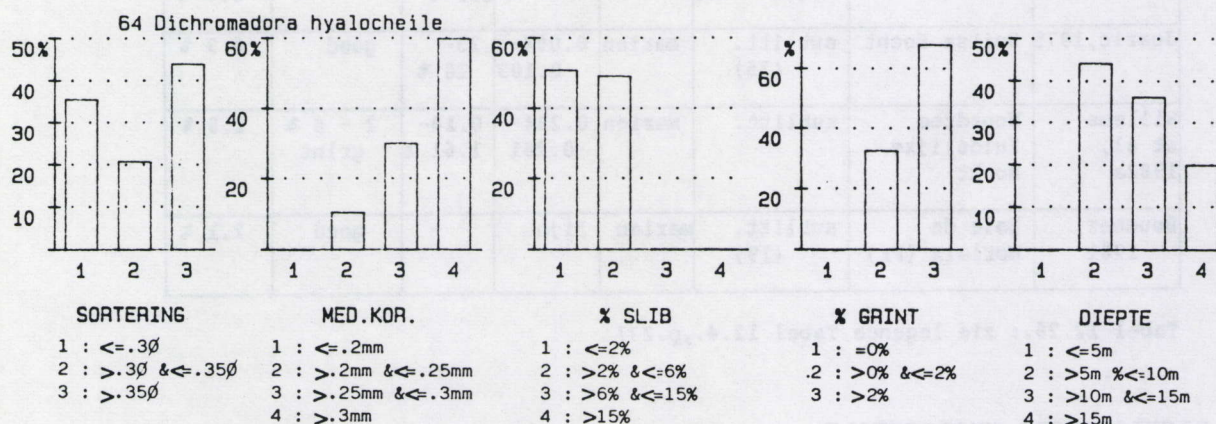


Fig. 12.35.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.27.) :

*D. hyalocheile* is grotendeels verantwoordelijk voor de hogere abundanties van de epistratumeters in bepaalde stations, en dit meestal ten koste van de niet-selectieve detritusetters. Verder is deze soort op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met *Camacolaimus tardus*, *Leptonemella aphanothecae*, *Sigmaphoranema rufum*, *Viscosia langrunensis* en *Xyala striata*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
<i>D. hyalocheile</i>					<i>C. parahonestus</i>	95.290	40	0.000
					<i>C. tardus</i>	135.315	40	0.000
					<i>L. aphanothecae</i>	107.894	32	0.000
					<i>S. rufum</i>	167.288	64	0.000
					<i>V. langrunensis</i>	181.003	72	0.000
					<i>X. striata</i>	66.473	40	0.010

Tabel 12.27. : zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.28.)

*D. hyalocheile* wordt regelmatig aangetroffen tegen de laagwaterlijn of op ondiepe platen van estuaria. Ook in de monding van het Clyde-estuarium is deze soort subdominant in de slibarme, fijnzandige sedimenten tegen de laagwaterlijn (Lambshhead, 1986). Het is een euryhalliene soort, die tot in de polyhalliene zone van de Wismarbocht wordt teruggevonden (Brenning, 1973). De verspreiding van *D. hyalocheile* is echter niet zoals in de Voordelta beperkt tot medium zand maar strekt zich uit over een brede range van sedimenttypes.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	litt. wad					
Tietjen, 1969	New England estuaria	ondiep (1)	26-31‰	0.140 0.190 0.380	9-30% 3-28% 0.3%	slecht slecht slecht	+ + +
Warwick, 1971	Exe estuarium (Gr.Br)	litt. schelpen-bank		0.23-1.20 0.33-1.15 0.28-2.30 0.38-1.75 0.26-3.6 0.21-0.27	< 1% ,, ,, ,, ,, ,,	slecht ,, ,, ,, ,, ,,	+ 0.6 % 3.4 % + + 1.1 %

Tabel 12.28.: zie legende Tabel 12.4., p. 277

### Besluit

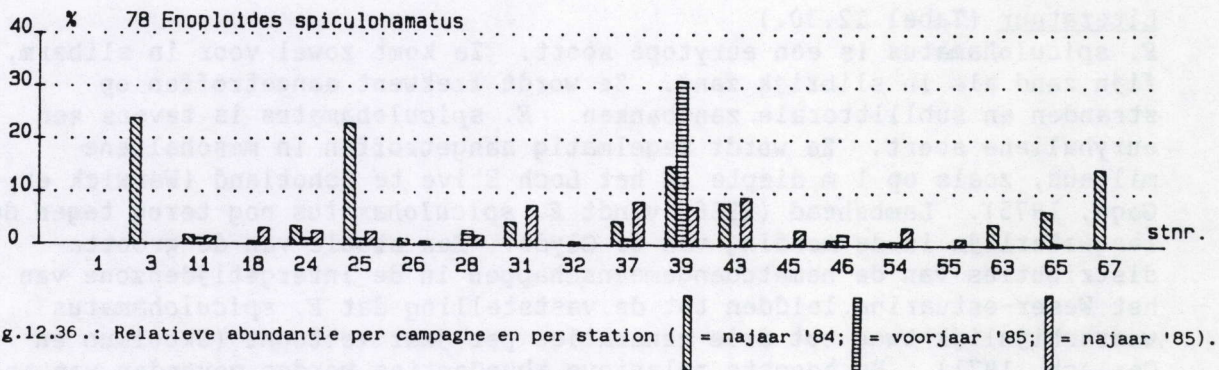
In de voordelta is de dominantie van *Dichromadora hyalocheile* een goede indicatie voor de aanwezigheid van mediumzandige en grintrijke sedimenten. Deze soort wordt vooral teruggevonden in de slibarme, onstabiele sedimenten van de Ooster- en de Westescheldegeul. Ze verdwijnt echter van zodra de mediane korrel fijner wordt of de slibfractie toeneemt. Uit literatuurgegevens blijkt echter dat *D. hyalocheile* eerder geassocieerd is met hydrodynamisch verstoorde habitats, dan met slibarm, grintrijk, medium zand.

### ENOPLOIDES SPICULOHAMATUS

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.36.) :

*Enoploides spiculohamatus* wordt met uitzondering van station 1 in alle stations minstens één maal teruggevonden. Ze is steeds aanwezig in de stations 11, 24, 25, 37, 39 en 54. De hoogste abundanties worden tijdens het najaar '84 aangetroffen in de stations 3, 25, 37, 39, 43, 63, 65 en 67 (van 4 tot 24 %), tijdens het voorjaar '85 in station 39 (32 %), en tijdens het najaar '85 in de stations 31, 37, 39 en 43 (van 5 tot 9 %). *E. spiculohamatus* is steeds dominant in station 39 (van 7.5 tot 32 %).





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.37.) :

*E. spiculohamatus* is een eurytope soort. Ze is, ondanks een lichte affiniteit voor medium zand, niet gecorreleerd met een bepaalde range van één van de bestudeerde abiotische kenmerken in de Voordelta. De hoogste stabiliteit en de hoogste relatieve abundanties worden wel steeds gevonden op de ondiepe platen. *E. spiculohamatus* wordt nooit aangetroffen bij slibfracties groter dan 20 % .

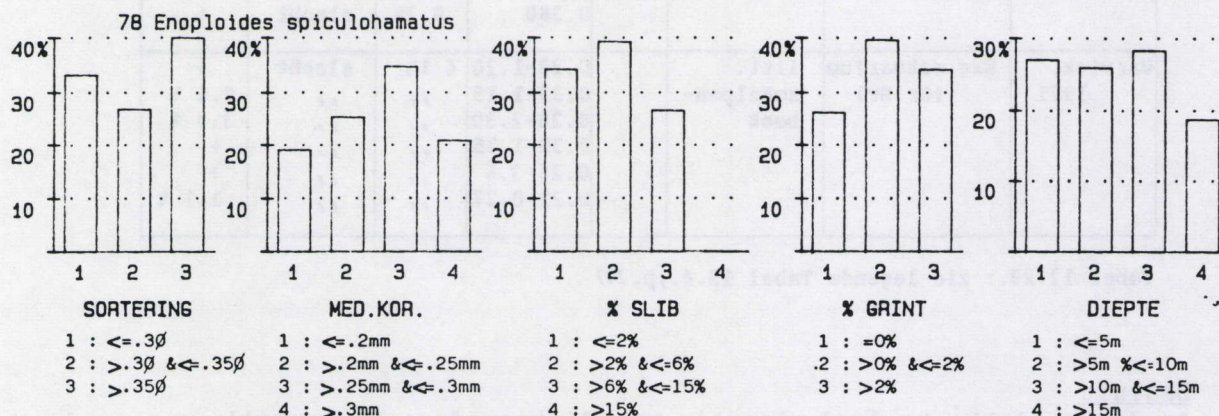


Fig. 12.37.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.29.) :

De dominantie van *E. spiculohamatus* (voedingsgroep 2B) in bepaalde stations (2B :  $r_s = 0.674$ ,  $n = 54$ ) gaat dikwijls samen met de reductie van de relatieve abundanties van de niet-selectieve detrituseters (1B :  $r_s = -0.555$ ,  $n = 54$ ). Deze soort is op kwalitatieve en kwantitatieve basis met verscheidene soorten significant gecorreleerd (Tabel 12.29.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>E. spiculohamatus</i>	<i>D. stylosum</i>	0.493	73	0.000	<i>D. albaensis</i>	129.207	28	0.000
	<i>E. propinquus</i>	0.565	69	0.000	<i>E. propinquus</i>	63.728	42	0.025
	<i>G. longicauda</i>	0.446	65	0.050	<i>M. aduncus</i>	78.178	42	0.000
	<i>O. perfectus</i>	0.520	75	0.000	<i>M. ostracion</i>	53.120	35	0.050
	<i>V. langrunen.</i>	0.493	75	0.000	<i>N. munita</i>	47.710	28	0.025
					<i>T. mirabilis</i>	81.974	28	0.000
					<i>D. stylosum</i>	100.370	63	0.000

Tabel 12.29.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.30.)

*E. spiculohamatus* is een eurytope soort. Ze komt zowel voor in slibarm, fijn zand als in slibrijk zand. Ze wordt frekwent aangetroffen op stranden en sublittorale zandbanken. *E. spiculohamatus* is tevens een euryhalieene soort. Ze wordt regelmatig aangetroffen in mesohalienne milieus, zoals op 1 m diepte in het Loch Etive te Schotland (Warwick en Gage, 1975). Lamshead (1986) vindt *E. spiculohamatus* nog terug tegen de laagwaterlijn in de monding van de Clyde. Een studie van de grootte-distributies van de nematodengemeenschappen in de intergetijdenzone van het Weser-estuarium leidden tot de vaststelling dat *E. spiculohamatus* waarschijnlijk twee tot drie generaties per jaar vertoont (Skoolmun en Gerlach, 1971). De hoogste relatieve abundanties worden gevonden van mei tot augustus, en van december tot februari.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Platt, 1977	Strangford L. N. Ierland	litt.	27-38 ‰	0.125 0.146 0.196	+ - -	zeer goed	79 21 27
Blome, 1983	Noorzee-eiland Sylt Duitse Bocht	zandplaat strand					
Willems et al, 1982	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	fijn medium	<1% <1.6%	0% grint 2-7% ,,	+ +
Warwick, 1971	Exe est. (Gr.Br.)	litt.		0.33- -0.38			0.7%

Tabel 12.30.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

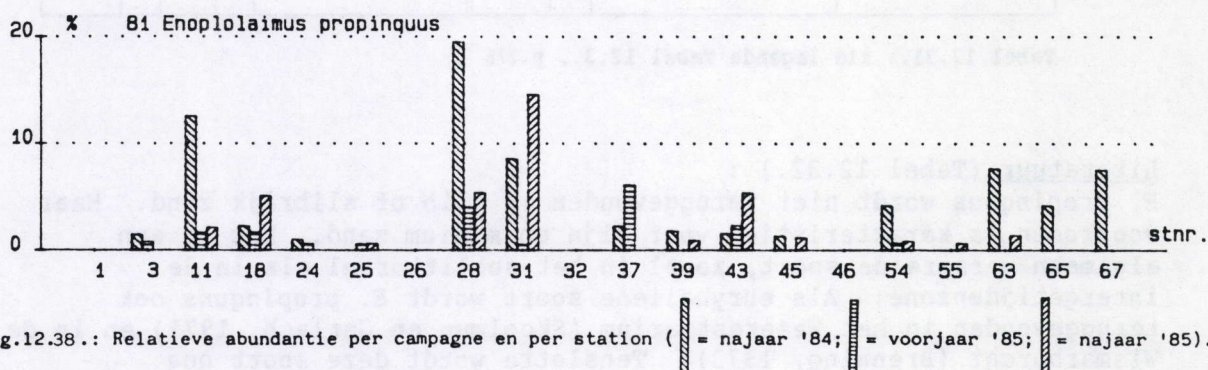
*Enoploides spiculohamatus* is een dominant soort in zandige substraten. Haar verspreiding is algemeen en ze verdwijnt slechts bij grotere slibfracties (> 20 ‰).

### ENOPLOLAIMUS PROPINQUUS

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.38.) :

*Enoplolaimus propinquus* is een frekwent voorkomende en dominante soort in de Voordelta. Hoger abundanties worden vooral gevonden tijdens de twee najaarscampagnes (tot 19 ‰). Tijdens het voorjaar bedraagt de relatieve abundantie van deze soort maximaal 3.5 ‰. *E. propinquus* wordt niet teruggevonden in de stations 1, 26, 32 en 46. In de stations 55, 65 en 67 wordt ze slechts eenmalig teruggevonden, zij het wel met hogere abundanties (tot 7.5 ‰) in station 65 en station 67 (Westerscheldegeul). Ze is over de drie campagnes subdominant tot dominant in de stations 11, 18, 28, 31, 43 en 54. In de stations 37, 63, 65 en 67 worden ook nog hogere relatieve abundanties waargenomen, zij het niet tijdens elke campagne.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.39.) :

*E. propinquus* wordt niet aangetroffen bij slibfracties groter dan 5 %, waardoor ze ook afwezig is in de meeste geulstations (72 % van de replica's met deze soort is afkomstig vanop minder dan 10 meter diepte). Zo verdwijnt ze ook in de Westerscheldegeul van zogauw de slibfractie toeneemt. *E. propinquus* is algemeen verspreid, en dikwijls dominant, in alle stations die gekenmerkt zijn door een kleine slibfractie.

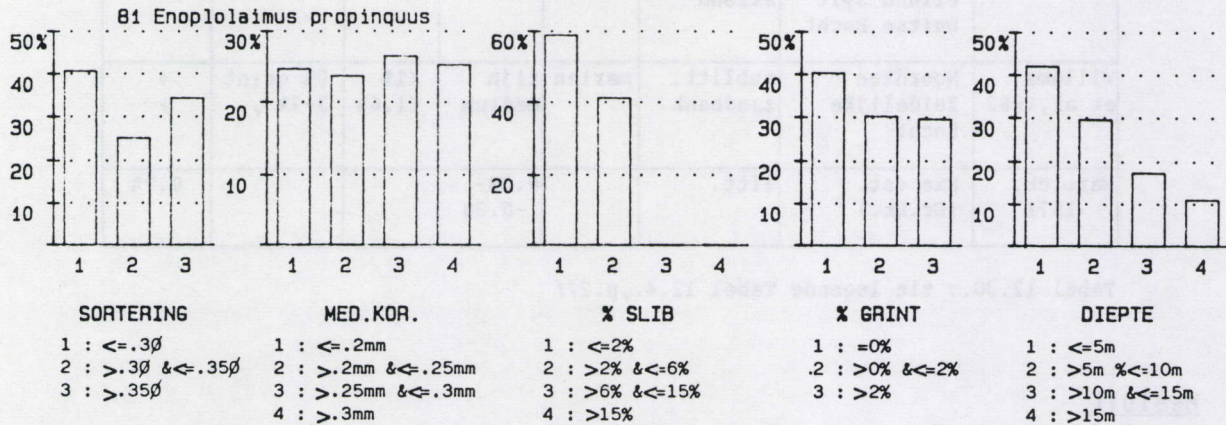


Fig. 12.39.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.31.) :

*E. propinquus* wordt significant meer aangetroffen in de meest diverse stations. Ze is, samen met *Enoploides spiculohamatus*, verantwoordelijk voor de hogere relatieve abundantie van de predatoren in bepaalde stations (2B :  $r_s = 0.316$ ,  $n = 54$ ), en dit ten koste van de niet-selectieve detrituseters waarmee beide soorten negatief gecorreleerd zijn. Op kwalitatieve en kwantitatieve basis worden met verscheidene soorten significante correlaties vastgesteld (Tabel 12.31.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>E. propinquus</i>	<i>B. capacosus</i>	0.466	60	0.050	<i>B. capacosus</i>	93.997	36	0.000
	<i>C. parahones.</i>	0.457	70	0.050	<i>D. stylosum</i>	73.583	54	0.050
	<i>D. stylosum</i>	0.535	71	0.000	<i>E. spiculohamat.</i>	63.728	42	0.025
	<i>G. longicauda</i>	0.468	64	0.050	<i>M. scanicus</i>	61.462	36	0.010
	<i>M. ostracion</i>	0.468	64	0.050	<i>M. acinaces</i>	103.303	30	0.000
	<i>O. perfectus</i>	0.540	74	0.000	<i>M. ostracion</i>	61.431	30	0.000
	<i>T. tenuicauda</i>	0.530	66	0.000	<i>R. lyngei</i>	50.027	30	0.025
	<i>V. franzi</i>	0.473	76	0.000	<i>T. interstitialis</i>	68.034	30	0.000
	<i>E. spiculoha.</i>	0.565	69	0.000	<i>V. langrunensis</i>	88.395	54	0.005

Tabel 12.31.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur (Tabel 12.32.) :

*E. propinquus* wordt niet teruggevonden in slib of slibrijk zand. Haar voorkomen is karakteristiek voor fijn en medium zand. Het is een algemeen verspreide soort, zowel in het sublittoraal als in de intergetijdenzone. Als euryhalieene soort wordt *E. propinquus* ook teruggevonden in het Weserestuarium (Skoolmun en Gerlach, 1971) en in de Wismarburcht (Brenning, 1973). Tenslotte wordt deze soort nog



aangetroffen in de fijnzandige sedimenten tegen de laagwaterlijn van het vervuild Clyde-estuarium (Lambshead, 1986).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (Ø)	rel.ab. dens.
Platt, 1977	Strangford L. N.Ierland	litt.	27.9-38 ‰	0.196	-	zeer goed	84
Mc Intyre, Murison, 1973	Firemore bay (Schotland)	litt.		fijn	-	zeer goed	9/12 st.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	sublitt. wad					
Bouwman, 1983	Waddenzee	sublitt.	28 ‰	0.125	-	0.08	3.2 ‰
Warwick, 1971	Exe estuarium (Gr.Br)	litt. zandbank		0.23-1.20 0.33-1.15 0.28-2.30 0.34-2.30 0.36-2.80 0.38-1.75 0.26-3.60 0.21-0.27	<1% ,, ,, ,, ,, ,, ,, ,,		1.6% 2.2% 7.7% 27% + 2.4% + 11%
Boaden, Platt, 1971	South bay N.Ierland	litt.	30.7 33.5 ‰	0.205- 0.228	-	0.26-0.40	<0.5%

Tabel 12.32.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

*Enoplolaimus propinquus* is een dominante en algemeen voorkomende soort in slibarme sedimenten. Ze verdwijnt echter van zogauw de slibfractie meer dan 5 % bedraagt.

#### GONIONCHUS LONGICAUDATUS

##### Voordelta

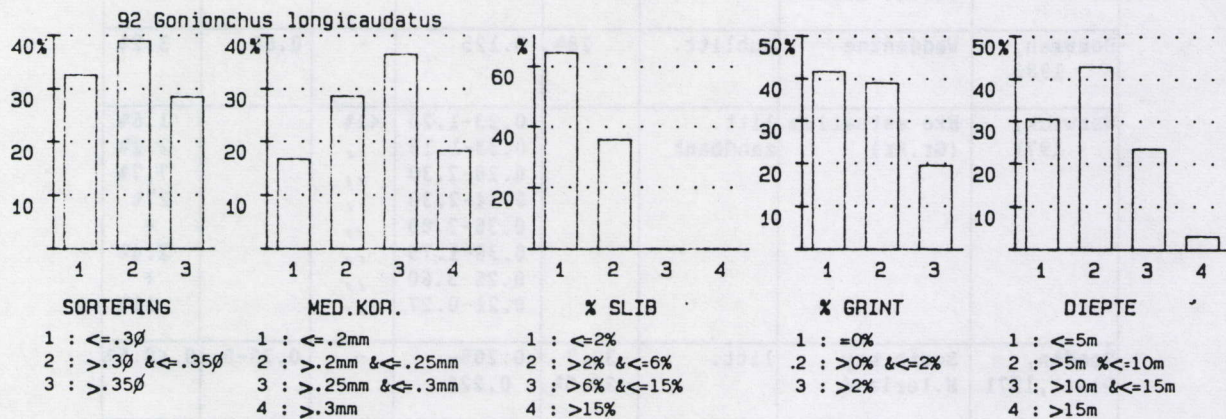
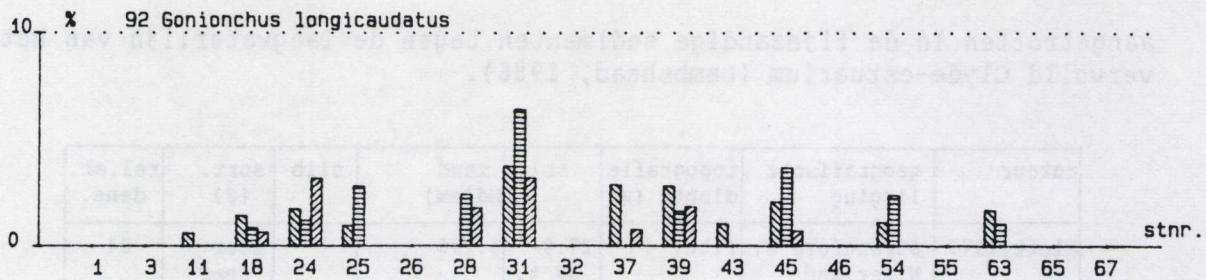
\* Verspreiding (Fig.12.40.):

Het voorkomen van *Gonionchus longicaudatus* is relatief stabiel. Deze soort is over de drie campagnes subdominant (2 - 6 %) in de stations 24, 31, 39 en 45. Haar voorkomen beperkt zich tot twee campagnes in de stations 25, 28, 37, 54 en 63. De relatieve abundanties van deze soort bedragen nooit meer dan 6 %.

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.41.) :

*G. longicaudatus* wordt significant meer teruggevonden in medium zand, alhoewel haar verspreiding in de Voordelta niet beperkt is tot dit sedimentstype (64 % van de replica's waarin deze soort wordt aangetroffen wordt gekenmerkt door een mediumzandig sediment). Wel wordt *G. longicaudatus* steeds aangetroffen bij kleine slibfracties (< 6%). Haar relatieve abundanties nemen af naarmate de slibfractie toeneemt ( $r_s = -0.358$ ,  $n = 40$ ). Verder is haar voorkomen, op één individu na, beperkt tot, maar algemeen verspreid over, de ondiepe platen (met uitzondering





van het brakke station 3). *G. longicaudatus* wordt ook nooit bij kleine slibfracties teruggevonden in de geulen.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.33.) :

*G. longicaudatus* vertoont een affiniteit voor de meest soortenrijke stations. Niettegenstaande zelf een niet-selectieve detritusetter, vertoont *G. longicaudatus* dezelfde correlatie met de slibfractie als de predatoren/omnivoren. Zowel het voorkomen als de relatieve abundanties van *G. longicaudatus* zijn hoog significant gecorreleerd met die van *Bathylaimus capacosus*, *Daptonema stylosum*, *Microlaimus ostracion*, *Onyx perfectus* en *Xyala striata*. Op kwantitatieve basis worden nog correlaties gevonden met *Dasynemoides albaensis* en *Theristus interstitialis*. Op kwalitatieve basis is *G. longicaudatus* nog significant gecorreleerd met *E. spiculohamatus* en met *E. propinquus*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
<i>G. longicaudatus</i>	<i>B. capacosus</i>	0.510	49	0.000	<i>B. capacosus</i>	75.680	30	0.000
	<i>D. stylosum</i>	0.610	59	0.000	<i>D. albaensis</i>	46.197	20	0.000
	<i>M. ostracion</i>	0.509	53	0.000	<i>M. ostracion</i>	54.741	25	0.000
	<i>O. perfectus</i>	0.562	64	0.000	<i>O. perfectus</i>	70.215	30	0.000
	<i>X. striata</i>	0.520	48	0.000	<i>T. interstitialis</i>	55.304	25	0.000
	<i>E. spiculoha.</i>	0.446	65	0.050	<i>X. striata</i>	60.120	25	0.000
	<i>E. propinquus</i>	0.468	64	0.050	<i>D. stylosum</i>	84.618	45	0.000

Tabel 12.33.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .



#### Literatuur (Tabel 12.34.)

*G. longicaudatus* is een dominante soort in een sublittorale zandbank voor de Belgische kust (Willems et al., 1982a). Daarnaast wordt deze soort regelmatig teruggevonden in zuiver fijn zand van de intergetijdenzone in het Clyde-estuarium (Lambshead, 1986). In de vervuilde delen van dit gebied is haar voorkomen eerder zeldzaam.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Willems et al, 1982a	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	0.188-0.230	< 1%	0 % grint	2.1 %

Tabel 12.34.: zie legende Tabel 12.4., p. 277

#### Besluit

*Gonionchus longicaudatus* is een algemene soort in slibarm, fijn tot medium zand. Ze wordt uitsluitend teruggevonden op de ondiepe platen, waar haar verspreiding algemeen is. Het is een stenohaliene soort, beperkt tot mariene milieus.

#### HYPODONTOLAIMUS SETOSUS

##### Voordelta

##### \* Verspreiding (Fig.12.42.)

*Hypodontolaimus setosus* is een dominant soort in station 3 tijdens de eerste twee campagnes (met respectievelijk 31 en 15 %). Tijdens het najaar '84 bedraagt het aandeel van de juvenielen in de totale *H. setosus*-populatie van station 3 slechts 2 %, terwijl tijdens het voorjaar '85 de relatieve abundantie van de juvenielen is toegenomen tot 27 % van de totale populatie. *H. setosus* wordt slechts eenmalig en met een laag percentage (< 1 %) aangetroffen in de stations 11, 25 en 31.

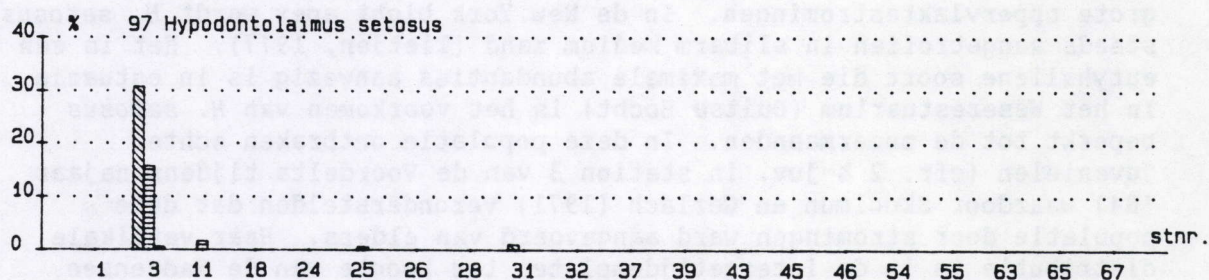


Fig.12.42.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; ▤ = voorjaar '85; □ = najaar '85).



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.43.):

*H. setosus* wordt uitsluitend aangetroffen in zeer goed gesorteerd, slibarm, fijn zand. Hogere abundanties van deze soort zijn beperkt tot het enige station van de Voordelta met een hoge zoetwaterfractie.

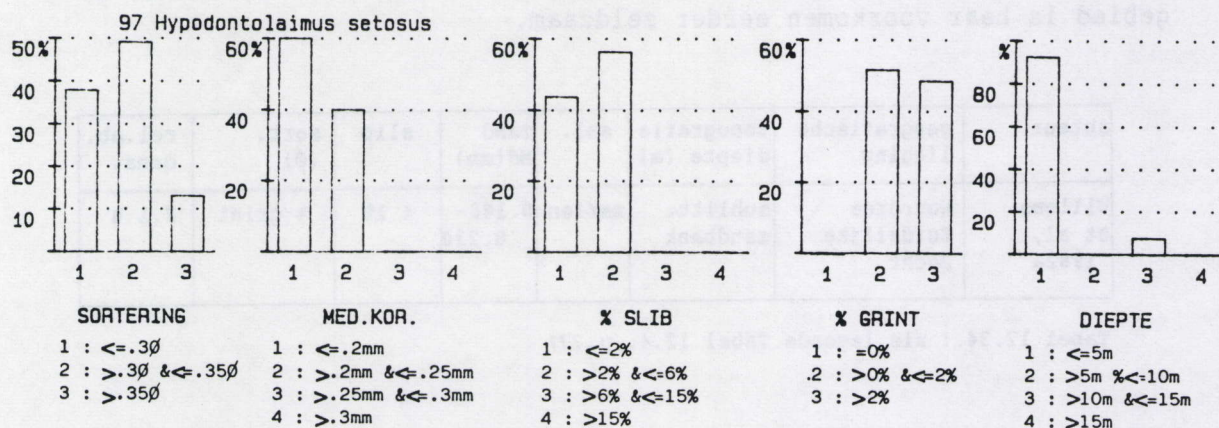


Fig. 12.43.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.35.):

Er worden op kwalitatieve basis significante correlaties gevonden met *Ascolaimus elongatus*, *Calomicrolaimus parahonestus* en *Viscosia viscosa*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
H.setosus					A.elongatus	139.366	36	0.000
					C.parahonestus	73.186	30	0.000
					V.viscosa	128.871	30	0.000

Tabel 12.35.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur (Tabel 12.36.)

*H. setosus* wordt met lage abundanties aangetroffen in fijn- tot mediumzandige, en meestal slibarme substraten. Tietjen (1969) vindt *H. setosus* terug in stations met een kleine slibfractie, en relatief grote oppervlaktetstromingen. In de New York bight apex wordt *H. setosus* steeds aangetroffen in slibarm medium zand (Tietjen, 1977). Het is een euryhaliene soort die met maximale abundanties aanwezig is in estuaria. In het Weserestuarium (Duitse Bocht) is het voorkomen van *H. setosus* beperkt tot de zomermaanden. In deze populatie ontbraken echter juvenielen (cfr. 2 % juv. in station 3 van de Voordelta tijdens najaar '84) waardoor Skoollmun en Gerlach (1971) veronderstelden dat deze populatie door stromingen werd aangevoerd van elders. Haar verticale distributie is in de intergetijdenplaten ter hoogte van de Waddenzee beperkt tot de bovenste 2 cm (Bouwman, 1983).

Besluit

Het voorkomen van *Hypodontolaimus setosus* is meestal beperkt tot slibarme substraten. Hogere abundanties van deze soort zijn dikwijls gecorreleerd met plaatsen, gekenmerkt door een grotere zoetwatertoevoer. De relatieve abundanties van de totale populatie en van de juvenielen van deze soort kunnen sterk variëren, waarschijnlijk als gevolg van een opportunistische reproductiestrategie (en niet door de aanvoer van elders).



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Tietjen, 1977	Long Island zeeengte	sublitt. (4 - 40)		fijn medium	7-23% 1-11%		0.5% 0.4%
Bouwman, 1983	Waddenzee	sublitt.	28 %	0.125	-	0.08	1.5%
Tietjen, 1969	New England estuaria	ondiep (1)		0.22 0.38	0-10% 0.3%		1.8% 3.2%

Tabel 12.36.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### LEPTONEMELLA APHANOTHECAE

#### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.44.):

*Leptonemella aphanothecae* is steeds aanwezig in de stations 25 en 55, zij het met lage abundanties (respectievelijk 5 en 3 % maximaal). In acht stations is *L. aphanothecae* uitsluitend aanwezig tijdens één van de twee of beide najaarscampagnes. De relatieve abundanties zijn meestal laag. In station 45 wordt er een maximale abundantie van 8.5 % gevonden tijdens de derde campagne.

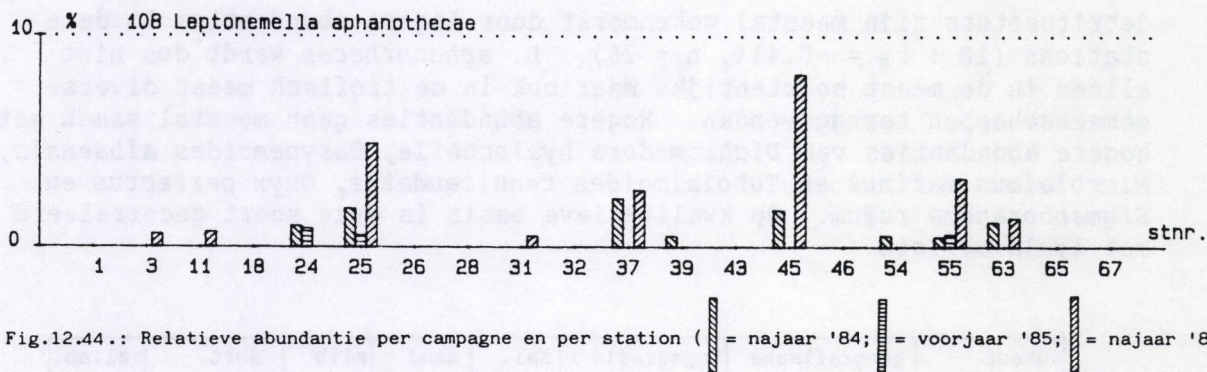


Fig.12.44.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.45.) :

*L. aphanothecae* heeft een lichte affiniteit voor medium zand (74 % van de replica's waarin deze soort wordt teruggevonden heeft een medium zandig substraat). Ze wordt uitsluitend teruggevonden in slibarme (< 5 %) stations, waardoor haar voorkomen, op uitzondering van station 55, beperkt is tot de platen. Haar verspreiding is echter niet algemeen over alle ondiepe stations.

#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.37.) :

*L. aphanothecae* is meestal geassocieerd met de meest diverse stations. Als selectieve detritusetter, is *L. aphanothecae* grotendeels verantwoordelijk voor de hogere abundanties van deze voedingsgroep in bepaalde stations (1A :  $r_s = 0.547$ ,  $n = 26$ ). Verder worden er significant hogere abundanties van de predatoren/omnivoren en de epistratumeters vastgesteld in dezelfde stations. De niet-selectieve



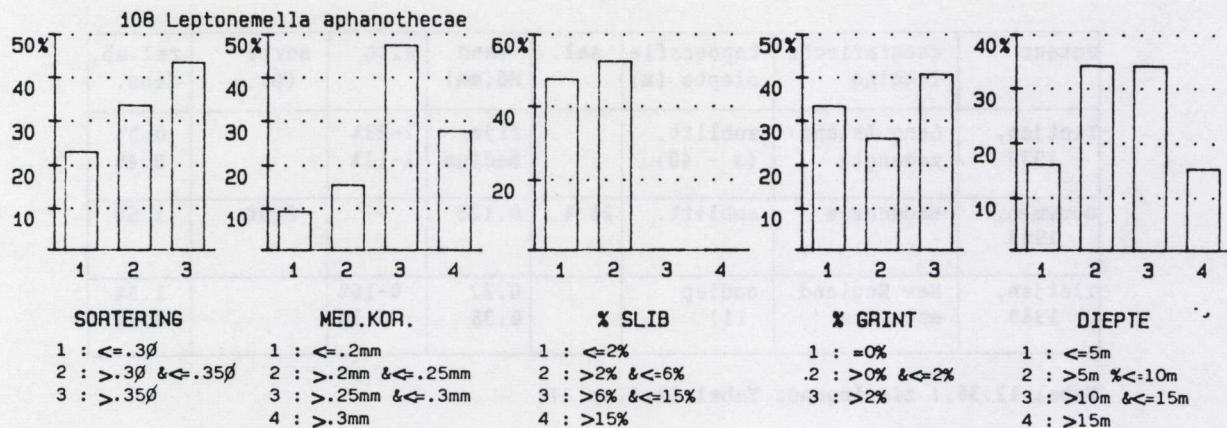


Fig. 12.45.: Zie legende figuur 12.3.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
L.aphanothecae	X.striata	0.475	40	0.050	D.albaensis	49.524	16	0.000
					D.hyalocheile	107.894	32	0.000
					M.marinus	46.928	20	0.000
					O.perfectus	38.743	24	0.050
					S.rufum	58.215	32	0.005
					T.tenuicaudatus	65.988	20	0.000

Tabel 12.37.: zie legende Tabel 12.3., p.276.

detrituseters zijn meestal gekenmerkt door lagere abundanties in deze stations (1B :  $r_s = -0.414$ ,  $n = 26$ ). *L. aphanothecae* wordt dus niet alleen in de meest soortenrijke maar ook in de trofisch meest diverse gemeenschappen teruggevonden. Hogere abundanties gaan meestal samen met hogere abundanties van *Dichromadora hyalocheile*, *Dasynemoides albaensis*, *Microlaimus marinus* en *Tubolaimoides tenuicaudatus*, *Onyx perfectus* en *Sigmaphoranema rufum*. Op kwalitatieve basis is deze soort gecorreleerd met *Xyala striata*.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Wieser, 1960	Buzzards bay Massachusetts	sublitt.(20) (15)		fijn fijn	11.8 % 30 %	matig	2.2% +
Warwick, 1971	Exe estuarium (Gr.Br.)	litt. zandbank		0.21- 0.27	< 1%		1.1%
Boaden, Platt, 1971	South Bay N.Ierland	litt.	30.7- 33.5%	fijn	-	0.26 -0.40	0.5%

Tabel 12.38.: zie legende Tabel 12.4., p.277



#### Literatuur (Tabel 12.38.)

*L. aphanothecae* is gekenmerkt door een affiniteit voor slibarm, fijn en stabiel zand (Warwick, 1971). Bij verscheidene individuen is de cuticula dicht 'begroeid' met bacteriën, welke belangrijk zouden zijn voor de eigen voeding (Gerlach, 1978). Volgens Boaden en Platt (1971) is het voorkomen van deze soort beperkt tot dieper gelegen zones in het sediment. Jensen (1987b) vindt dat de verticale distributie van *L. aphanothecae* zich uitstrekt van 2 tot 20 cm diepte in het sediment. Volgens Ott en Schiemer (1978; uit Jensen 1987b) migreert *L. aphanothecae* tussen de oxide- en sulfidelagen van het sediment om zodoende gunstiger condities voor de ontwikkeling van de bacteriënmantel te creëren. Deze soort is subdominant in de niet vervuilde fijnzandige sedimenten van de Clydemonding. In de gepollueerde zone van dit estuarium, is deze soort eerder zeldzaam (Lambhead, 1986).

#### Besluit

*Leptonemella aphanothecae* wordt uitsluitend teruggevonden in slibarm, fijn tot medium zand. Ze is meestal in diepere sedimentslagen aanwezig.

#### MESACANTHION DIPLECHMA

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.46.) :

*Mesacanthion diplechma* wordt in meer stations aangetroffen tijdens het najaar '84 (10 op 20 stations) dan tijdens de overige campagnes (respectievelijk 3 en 2 op 20 stations). In zeven stations wordt ze uitsluitend tijdens het najaar '84 teruggevonden. Ze is steeds aanwezig in station 1 en station 26. Haar relatieve abundantie bedraagt in de Voordelta nooit meer dan 3 %.

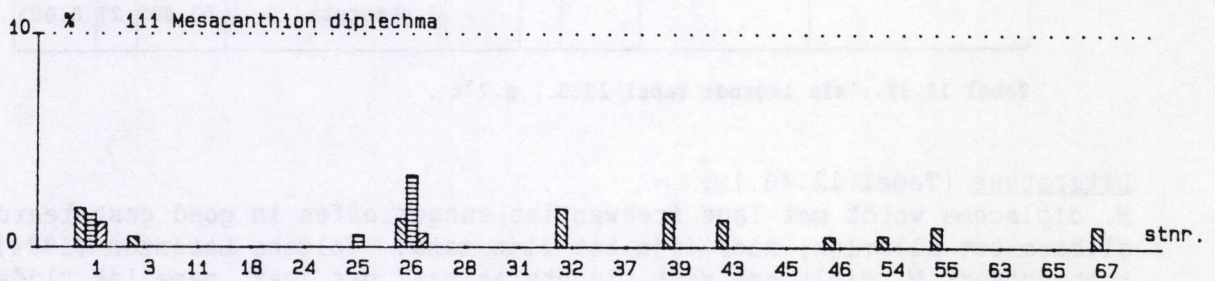


Fig.12.46.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.47.) :

*M. diplechma* wordt op drie replica's na steeds teruggevonden in fijn zand (Md. < 0.25 mm). Ze vertoont een uitgesproken affiniteit voor de meest slibrijke sedimenten (74 % van de replica's waarin deze soort voorkomt heeft een slibfractie die groter is dan 6 %), vandaar dat ze ook regelmatig wordt teruggevonden in de geulen. Ze wordt echter niet aangetroffen in de onstabiele, slibrijke sedimenten van de Westerscheldegeul.



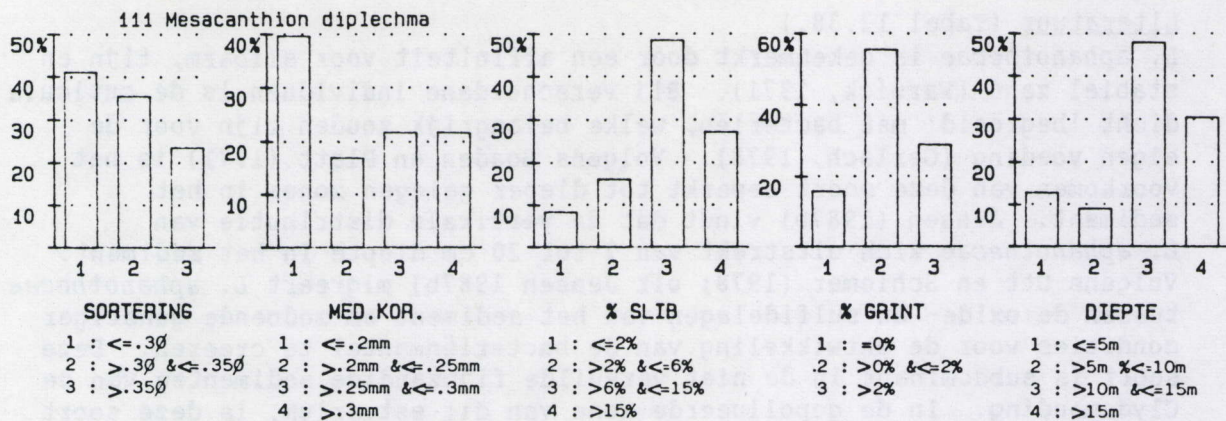


Fig. 12.47.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.39.) :

*M. diplochma* is op kwantitatieve basis met verscheidene soorten significant gecorreleerd.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>M. diplochma</i>					<i>D. fistulatum</i>	43.240	12	0.000
					<i>D. kornoeense</i>	67.955	18	0.000
					<i>D. xyaliforme</i>	53.825	18	0.000
					<i>M. conothelis</i>	36.501	15	0.005
					<i>O. rectangula</i>	46.448	18	0.000
					<i>O. perfectus</i>	28.870	18	0.050
					<i>P. thaumasius</i>	27.908	15	0.025
					<i>P. macramphis</i>	53.139	12	0.000
					<i>P. longicaudata</i>	41.214	15	0.000
					<i>S. celtica</i>	58.582	21	0.000
					<i>S. punctata</i>	53.887	27	0.005

Tabel 12.39.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur (Tabel 12.40.) :

*M. diplochma* wordt met lage frekwenties aangetroffen in goed gesorteerd, slibarm tot slibrijk, zeer fijn tot fijn zand. Volgens Lorenzen (1974) reproduceert *M. diplochma* zich slechts eenmaal per jaar, namelijk tijdens de periode april tot juli. *M. diplochma* wordt niet aangetroffen in mesohaliene milieus.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (20 - 25)	marien	0.200 0.200	- slibrijk	homogeen homogeen	1.5 % +
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	0.084- 0.103	23-26%	goed	0.6 %

Tabel 12.40.: zie legende Tabel 12.4., p.277



## Besluit

*Mesacanthion diplochma* heeft een duidelijke affiniteit voor stabiel, slibrijk en fijn zand. Ze is waarschijnlijk niet tolerant voor fysieke verstoring ten gevolge van hogere stroomsnelheden, vanwaar haar afwezigheid in de slibrijke Westerschelde-stations.

## METADESMOLAIMUS ADUNCUS

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.48.) :

*Metadesmolaimus aduncus* is relatief abundant (tot 25 %), en tijdens de drie campagnes aanwezig in de stations 18, 39 en 63. Ze is slechts tijdens twee campagnes en met een maximale abundantie van 2 tot 6.5 % aanwezig in de stations 25, 26 en 54. *M. aduncus* wordt regelmatig en met hogere abundanties teruggevonden tijdens de voorjaarscampagne.

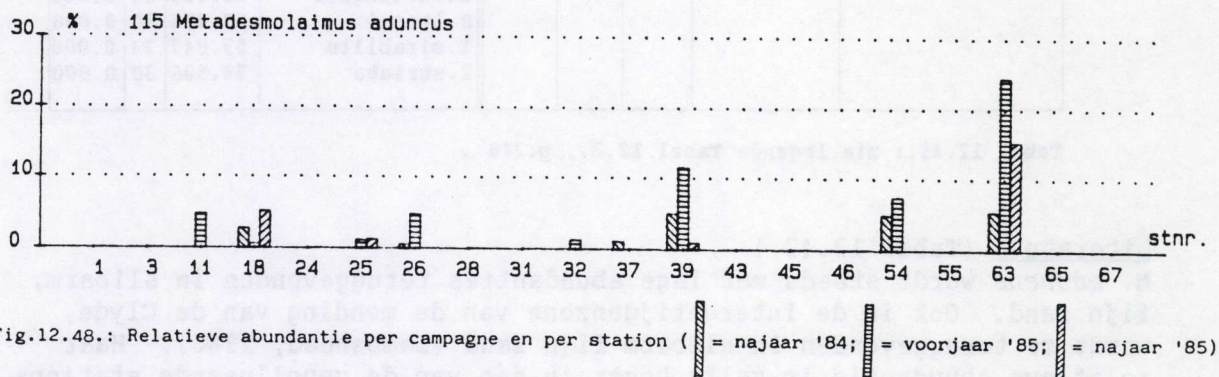


Fig.12.48.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = naajaar '84; = voorjaar '85; = naajaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.49.) :

*M. aduncus* wordt uitsluitend aangetroffen in fijn zand (Md. < 0.25 mm). Twintig van de 26 replica's met deze soort zijn gekenmerkt door een grintfractie die kleiner is dan 0.5 %, vandaar ook de affiniteit van *M. aduncus* voor de zeer goed gesorteerd sedimenten (de sortering is steeds goed ( $\phi < 0.44$ ) 88 % van de replica's met deze soort is gekenmerkt door een zeer goed gesorteerd sediment (sort  $\phi < 0.35$ )). *M. aduncus* komt niet voor in slibrijke substraten (< 5 %). Met uitzondering van de Grevelingengeul is haar verspreiding beperkt tot de ondiepe platen.

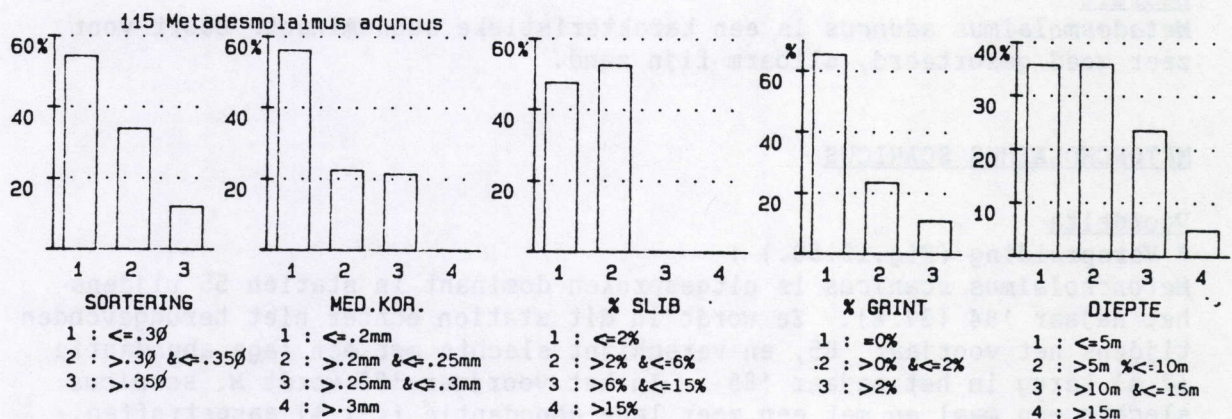


Fig. 12.49.: Zie legende figuur 12.3.



\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.41.) :

*M. aduncus* is significant meer geassocieerd met de meest soortenrijke gemeenschappen. Als niet-selectieve detritusetter is ze negatief gecorreleerd met hogere abundanties van de epistratumeters. *M. aduncus* is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met verscheidene soorten (Tabel 12.41.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>M. aduncus</i>					<i>B. capacosus</i>	91.317	36	0.000
					<i>C. parahonestus</i>	48.408	30	0.025
					<i>D. fistulatum</i>	42.682	24	0.025
					<i>D. kornoeense</i>	66.764	36	0.005
					<i>D. stylosum</i>	95.587	54	0.000
					<i>D. albaensis</i>	86.721	24	0.000
					<i>E. spiculohamatus</i>	78.178	42	0.000
					<i>M. ostracion</i>	54.836	30	0.000
					<i>M. acinaces</i>	52.523	30	0.010
					<i>O. rectangula</i>	63.839	36	0.005
					<i>R. lyngei</i>	83.425	30	0.000
					<i>T. mirabilis</i>	53.047	24	0.000
					<i>X. striata</i>	74.506	30	0.000

Tabel 12.41.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.42.)

*M. aduncus* wordt steeds met lage abundanties teruggevonden in slibarm, fijn zand. Ook in de intergetijdenzone van de monding van de Clyde, wordt ze teruggevonden in slibarm fijn zand (Lambhead, 1986). Haar relatieve abundantie is zelfs hoger in één van de gepollueerde stations, dan in de niet-gepollueerde zone.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (20 - 25)	marien	0.200	-	homogeen	0.2 %

Tabel 12.42.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

*Metadesmolaimus aduncus* is een karakteristieke subdominante soort voor zeer goed gesorteerd, slibarm fijn zand.

#### METONCHOLAIMUS SCANICUS

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.50.) :

*Metoncholaimus scanicus* is uitgesproken dominant in station 55 tijdens het najaar '84 (37 %). Ze wordt in dit station echter niet teruggevonden tijdens het voorjaar '85, en verschijnt slechts met een lage abundantie (2 %) terug in het najaar '85 . In het voorjaar '85 wordt *M. scanicus* slechts één maal en met een zeer lage abundantie (< 1 %) aangetroffen, namelijk in station 65. In de overige stations (28, 32, 45, 54 63 en 67)



wordt *M. scanicus* uitsluitend tijdens het najaar aangetroffen en dit met een maximale abundantie van 5 % .

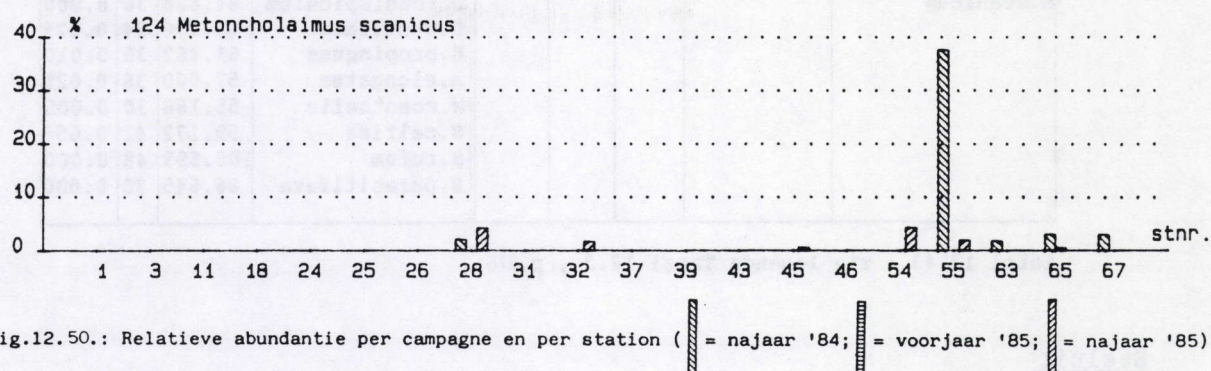


Fig.12.50.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.51.) :

*M. scanicus* is significant met de minst gesorteerde, meest grintrijke en minst fijne sedimenten geassocieerd (57 tot 60 % van de replica's met deze soort wordt gekenmerkt door een mediane korrel die groter is dan 0.29 of een grintfractie die meer dan 1 % bedraagt). In dergelijke sedimenten is *M. scanicus* subdominant tot dominant.

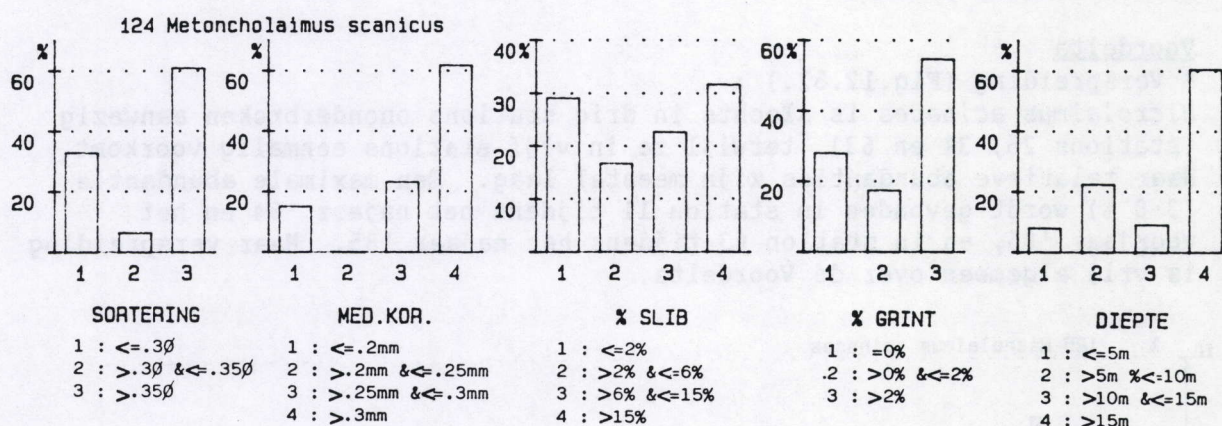


Fig. 12.51.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.43.) :

Als predator, is *M. scanicus* zelf grotendeels verantwoordelijk voor de hogere relatieve abundanties van de predatoren in bepaalde stations, en dit ten koste van de niet-selectieve detritusetters. Hogere abundanties van deze soort gaan meestal samen met hogere abundanties van *Daptonema tenuispiculum*, *Dichromadora cucullata*, *Enoplolaimus propinquus*, *Ascolaimus elongatus*, *Microlaimus conothelis*, *Sabatieria celtica*, *Sigmaphoranema rufum* en *Spirinia parasitifera*.

Literatuur

Warwick en Coles (1977) vinden *M. scanicus* terug in slib en in slecht gesorteerd, fijn tot medium zand op de Scilly-eilanden. Volgens Warwick et al. (1986b) zou *M. scanicus* door haar grote lichaamsvorm bevoordeeld zijn in organisch vervuilde gebieden.



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
M.scanicus					D.tenuispiculum	84.828	36	0.000
					D.cucullata	40.796	24	0.025
					E.propinquus	61.462	36	0.010
					A.elongatus	57.900	36	0.025
					M.conothelis	55.166	30	0.005
					S.celtica	59.172	42	0.050
					S.rufum	105.593	48	0.000
					S.parasitifera	86.645	30	0.000

Tabel 12.43.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

### Besluit

*Metoncholaimus scanicus* is een eurytope soort in relatie tot de meeste abiotische factoren. Haar verspreiding is echter niet algemeen, en ze verschijnt slechts sporadisch in verschillende habitatstypes. In de Voordelta is de dominantie van *M. scanicus* beperkt tot het najaar, en gecorreleerd met de meest verstoorde en onstabiele milieus, gekenmerkt door een matig gesorteerd en mediumzandig sediment.

### MICROLAIMUS ACINACES

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.52.) :

*Microilaimus acinaces* is slechts in drie stations ononderbroken aanwezig (stations 25, 31 en 63), terwijl ze in vijf stations eenmalig voorkomt. Haar relatieve abundanties zijn meestal laag. Een maximale abundantie (3-8 %) wordt gevonden in station 11 tijdens het najaar '84 en het voorjaar '85, en in station 63 tijdens het najaar '85. Haar verspreiding is vrij algemeen over de Voordelta.

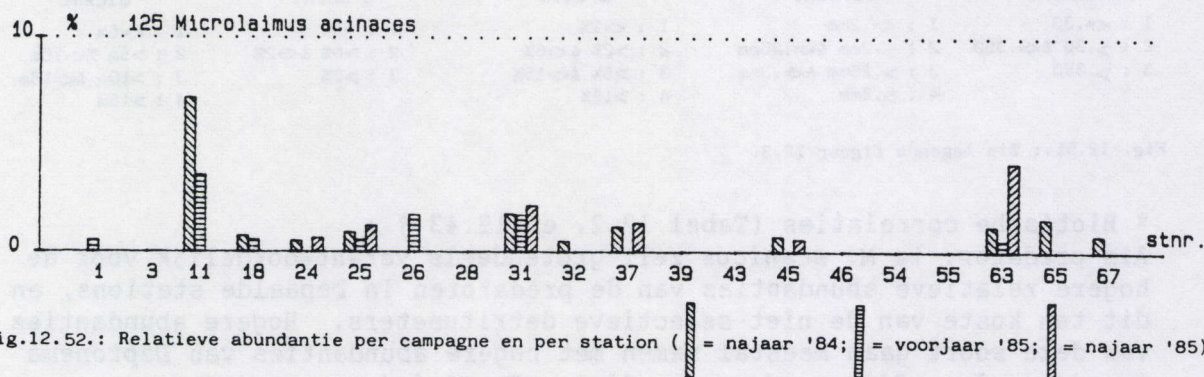


Fig.12.52.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.53.) :

Niettegenstaande *M. acinaces* significant meer wordt teruggevonden bij kleine slibfracties (78 % van de replica's met deze soort heeft een slibfractie die kleiner is dan 6 %), is haar verspreiding niet beperkt tot dergelijk sedimentstype. Ze wordt regelmatig teruggevonden op de ondiepe platen dan in de dieper gelegen stations. Haar relatieve abundantie is zelfs negatief gecorreleerd met de diepte ( $r_s = -0.357$ ,  $n = 32$ ). Verder ontbreekt *M. acinaces* in het brakke station 3.



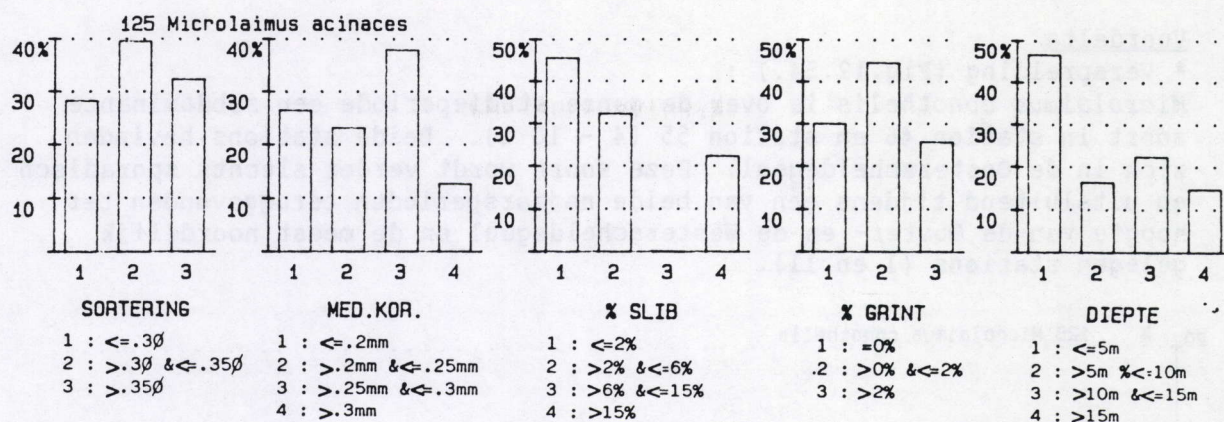


Fig. 12.53.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.44.) :

*M. acinaces* is significant meer geassocieerd met de meest diverse gemeenschappen. Als epistratumeter komt ze meestal voor in stations met hogere abundanties van deze voedingsgroep. *M. acinaces* is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met verscheidene soorten (Tabel 12.44.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>M.acinaces</i>					<i>B.capacoccus</i>	55.040	30	0.005
					<i>C.parahonestus</i>	40.567	25	0.050
					<i>E.propinquus</i>	103.303	30	0.000
					<i>M.aduncus</i>	52.523	30	0.010
					<i>P.pentodon</i>	48.149	30	0.025
					<i>P.longicaudata</i>	43.270	25	0.025
					<i>R.lyngei</i>	51.210	25	0.005
					<i>T.interstitialis</i>	53.530	25	0.000
					<i>V.franzii</i>	34.102	20	0.050

Tabel 12.44.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

### Literatuur

*M. acinaces* wordt slechts teruggevonden in de fijnzandige, slibarme sedimenten tegen de laagwaterlijn in de monding van het Clyde-estuarium. Ze wordt daar zowel in de vervuilde, als in de zuivere sedimenten aangetroffen (Lambhead, 1986).

### Besluit

*Microloaimus acinaces* is een eurytope soort. In de Voordelta is haar verspreiding niet gecorreleerd met een bepaalde range van één van de bestudeerd abiotische factoren. Ze is wel met hogere abundanties en frekwenter aanwezig in slibarme, ondiepe stations. Ze wordt niet teruggevonden in brakke milieus.

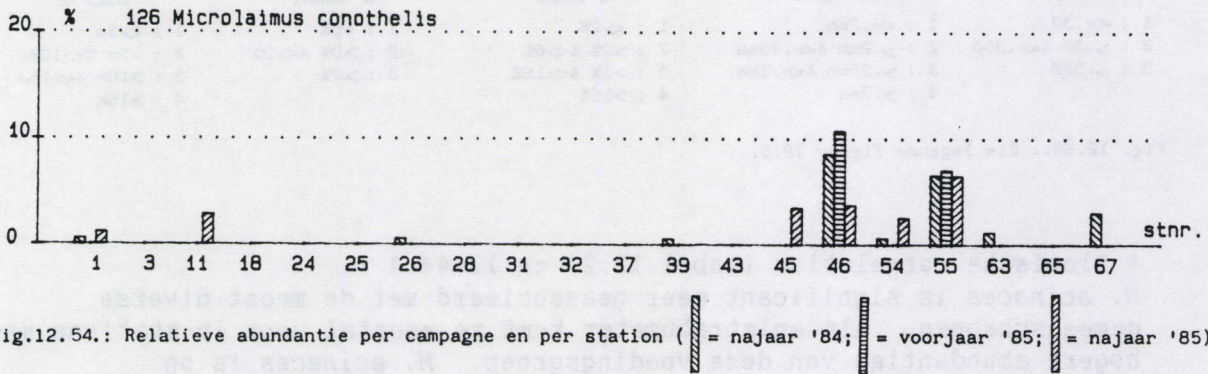


## MICROLAIMUS CONOTHELIS

### Voordelta

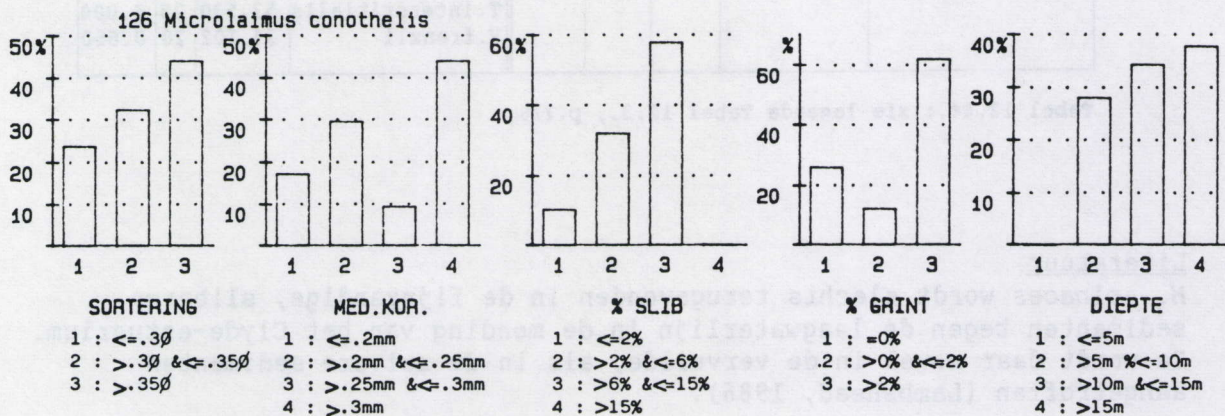
#### \* Verspreiding (Fig.12.54.) :

*Microhimus conothelis* is over de ganze studieperiode een subdominante soort in station 46 en station 55 (4 - 10 %). Beide stations bevinden zich in de Oosterscheldegeul. Deze soort wordt verder slechts sporadisch en uitsluitend tijdens één van beide najaarsperioden teruggevonden ter hoogte van de Ooster- en de Westerscheldegeul en de meest noordelijk gelegen stations (1 en 11).



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.55.) :

*M. conothelis* wordt frekwenter teruggevonden in de meest grintrijke stations (61 % van de replica's met deze soort heeft meer dan 1 % grint), en ze ontbreekt steeds bij een slibfractie, die groter is dan 15 %. Haar verspreiding is echter niet beperkt tot een bepaalde range van abiotische kenmerken van het habitat. De hoogste abundanties worden aangetroffen in de stations met de grootste grintfractie (grint :  $r_s = 0.501$ ,  $n = 21$ ) en een onstabiel sediment. 72 % van de replica's met deze soort zijn meer dan 10 meter diep gelegen.



#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.45.) :

*M. conothelis* is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met verscheidene soorten.



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
M.conothelis					M.diplechma	36.501	15	0.005
					M.scanicus	55.166	30	0.005
					S.celtica	72.701	35	0.000
					S.punctata	72.430	45	0.010
					S.parasitifera	77.980	25	0.000
					V.franzii	39.690	20	0.010

Tabel 12.45.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur

*M. conothelis* wordt verder niet vermeld in ecologische studies.

#### Besluit

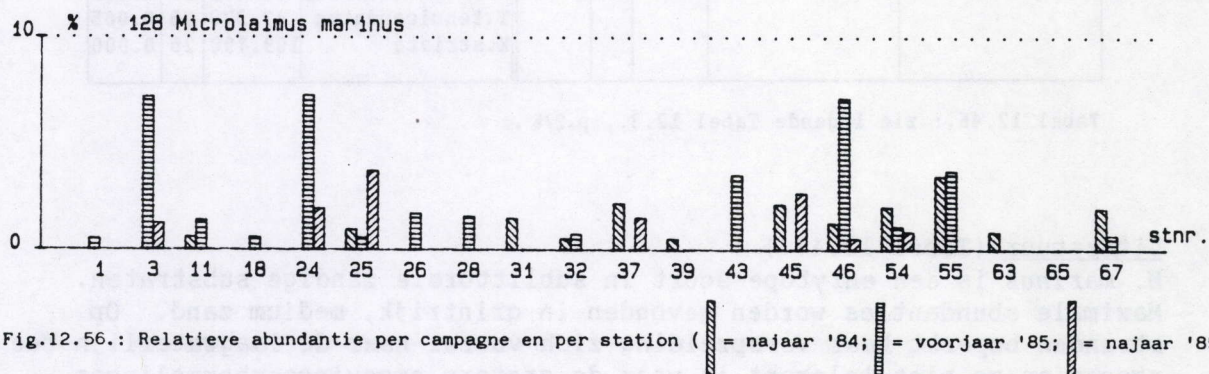
Hogere abundanties van *Microlaimus conothelis* zijn beperkt tot de Oosterscheldegeul en tot in de onmiddellijke nabijheid gelegen stations. Deze stations zijn allen relatief onstabiel, wat hun sortering en hun grintfractie betreft. Matig gesorteerde sedimenten en grintfracties tot 10 % worden hier tijdelijk waargenomen.

#### MICROLAIMUS MARINUS

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.56.) :

*Microlaimus marinus* wordt, op station 65 na, in alle overige stations minstens één maal teruggevonden. De hoogste abundanties worden gevonden tijdens het voorjaar '85 in de stations 3, 24, 43, 46 en 55 (3 - 8 %). Verder is *M. marinus* continu aanwezig in de stations 25, 46 en 54.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.57.) :

*M. marinus* wordt regelmatig teruggevonden in de minst gesorteerde sedimenten (sort  $\phi > 0.30$ ). Haar relatieve abundanties nemen zelf toe naarmate de sortering van het sediment afneemt (sort. :  $r_s = 0.299$ ,  $n = 43$ ). De verspreiding van deze soort wordt verder niet gekarakteriseerd door enige affiniteit voor bepaalde omgevingsgradienten.



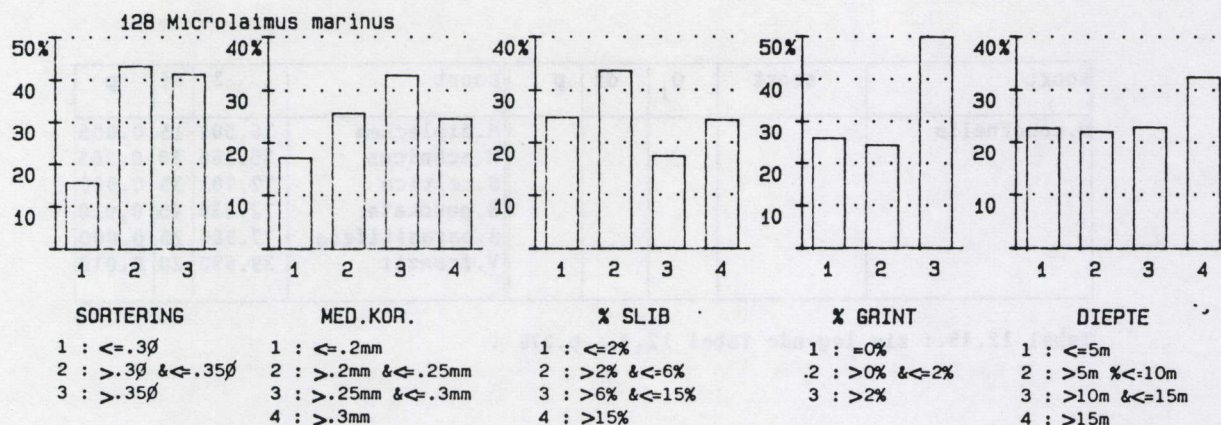


Fig. 12.57.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.46.) :

*M. marinus* is significant meer aanwezig in de meest soortenrijke gemeenschappen. Daarnaast is deze soort medeverantwoordelijk voor de hogere abundanties van de epistratumeters in bepaalde stations (2A :  $r_s = 0.454$ ,  $n = 43$ ). *M. marinus* is op kwalitatieve basis significant gecorreleerd met *Sabatieria punctata*. Op kwantitatieve basis worden met verscheidene soorten correlaties vastgesteld (Tabel 12.46.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>M. marinus</i>	<i>S. punctata</i>	0.426	82	0.050	<i>C. salicaniensis</i>	30.463	10	0.001
					<i>D. albaensis</i>	39.954	20	0.010
					<i>D. cucullata</i>	53.981	20	0.000
					<i>L. aphanothecae</i>	46.928	20	0.000
					<i>S. parasitifera</i>	68.910	25	0.000
					<i>T. interstitialis</i>	47.470	25	0.005
					<i>T. tenuicaudatus</i>	47.370	25	0.005
					<i>X. striata</i>	109.790	25	0.000

Tabel 12.46.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur (Tabel 12.47.) :

*M. marinus* is een eurytope soort in sublittorale zandige substraten. Maximale abundanties worden gevonden in grintrijk, medium zand. Op stranden beperkt haar verspreiding zich vooral naar de laagwaterlijn toe aangezien ze niet tolerant is voor de grotere omgevingssschommelingen hoger op het strand.

Besluit

Door haar eurytoop karakter voor zandige substraten, is *Microtalamus marinus* algemeen verspreid in de Voordelta. Haar voorkomen is niet beperkt tot bepaalde abiotische omgevingsgradiënten. Wel nemen haar relatieve abundanties toe naarmate de sortering van het sediment afneemt.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (ø)	rel.ab. dens.
Platt, 1977	Strangford L. N. Ierland	litt.	28-38 %	0.125 0.146 0.196	+ - -	zeer goed ,, ,,	5 42 196
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Willems et al, 1982a	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	fijn medium grof	< 1% < 1.6% < 0.3%	0% grint 2-7% ,, 0-10% ,,	5.8% 23% 7.9%
Boaden, Platt, 1971	South Bay N. Ierland	litt.	marien	0.205- 0.228	-	0.26- 0.40	3.6%

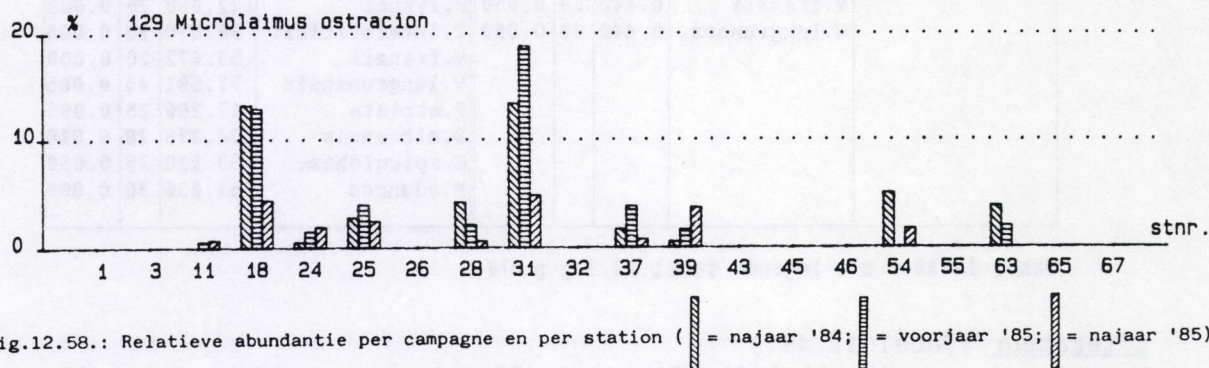
Tabel 12.47.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### MICROLAIMUS OSTRACION

#### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.58.) :

Het voorkomen en de relatieve abundanties van *Microhimus ostracion* zijn relatief stabiel in de tijd. Deze soort is over de drie campagnes aanwezig in zeven stations. Ze is steeds dominant in station 18 en station 31 (4 - 18 %). Verder worden nog hoge abundanties (2 - 4 %) aangetroffen in de stations 25, 28, 39, 54 en 63. De abundanties van deze soort zijn gemiddeld lager tijdens het najaar '85, in vergelijking tot de twee eerste stations. Haar voorkomen is het meest stabiel en dominant in de ondiepe stations ten noorden van de Grevelingen (station 18 en station 25) en in de nabijheid van de Oosterscheldegeul (station 31).



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.59.) :

*M. ostracion* wordt nooit teruggevonden bij een mediane korrel die groter is dan 0.31 mm en bij een slibfractie die meer dan 5 % bedraagt. Ze wordt significant meer teruggevonden bij kleine grintfracties (82 % van de replica's met deze soort heeft een grintfractie kleiner dan 1 %). Ze wordt slechts eenmalig en met een individu aangetroffen in een geulstation (station 43). Met uitzondering van station 3, gekenmerkt door een hoge zoetwatertoevoer, en station 45 ter hoogte van de



Oosterscheldegeul wordt *M. ostracion* in alle ondiepe stations teruggevonden.

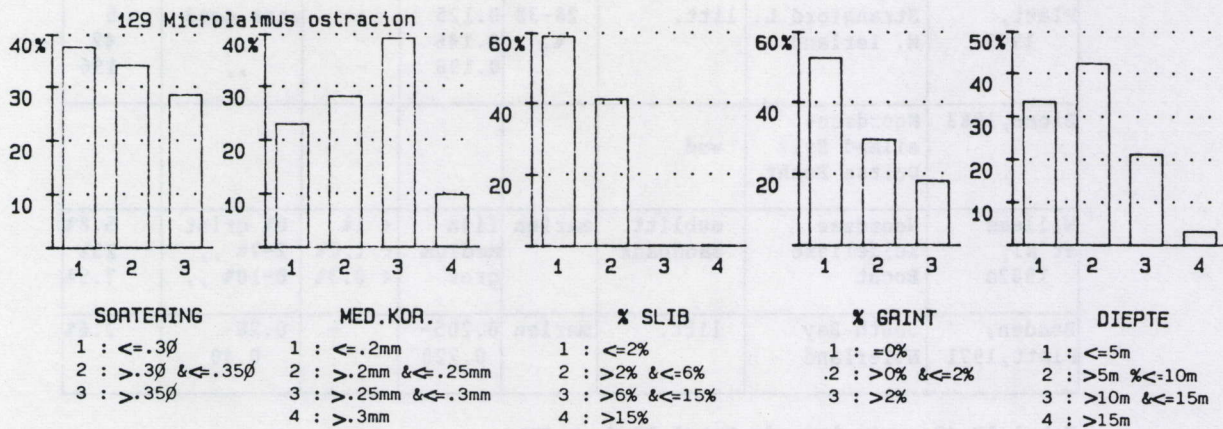


Fig. 12.59.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.48.) :

*M. ostracion* is hoog significant gecorreleerd met de meest diverse gemeenschappen. Verder gaat het voorkomen van deze soort dikwijls samen met hogere abundanties van de predatoren/omnivoren, welke immers een zelfde correlatie vertonen met het percentage slib. Haar verspreiding en relatieve abundanties zijn met verscheidene soorten significant gecorreleerd.

soort	soort	$Q_1$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>M. ostracion</i>	<i>B. capacosus</i>	0.644	45	0.000	<i>B. capacosus</i>	112.198	30	0.000
	<i>D. stylosum</i>	0.583	60	0.000	<i>D. stylosum</i>	73.954	45	0.005
	<i>E. propinquus</i>	0.468	64	0.050	<i>E. propinquus</i>	61.431	30	0.000
	<i>G. longicaud.</i>	0.509	53	0.000	<i>G. longicaud.</i>	54.741	25	0.000
	<i>O. perfectus</i>	0.538	65	0.000	<i>N. munita</i>	48.170	20	0.000
	<i>R. lyngei</i>	0.500	44	0.050	<i>O. perfectus</i>	62.050	30	0.000
	<i>V. franzi</i>	0.440	68	0.050	<i>R. lyngei</i>	122.060	25	0.000
	<i>V. langrunens.</i>	0.440	68	0.050	<i>T. interstitial.</i>	96.870	25	0.000
					<i>V. franzi</i>	53.472	20	0.000
					<i>V. langrunensis</i>	77.581	45	0.005
					<i>X. striata</i>	47.266	25	0.005
					<i>D. albaensis</i>	38.378	20	0.010
					<i>E. spiculoham.</i>	53.120	35	0.050
					<i>M. aduncus</i>	54.836	30	0.000

Tabel 12.48.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.49.)

*M. ostracion* wordt uitsluitend aangetroffen in zeer goed gesorteerd, slibarm fijn zand. Ze wordt niet teruggevonden in mesohaliene gebieden.

#### Besluit

De aanwezigheid van *Microtalamus ostracion* is een goede indicator voor ondiepe, stabiele, goed gesorteerde, slibarme fijn- tot mediumzandige substraten. Het is een mariene soort.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
McIntyre, Murison, 1973	Firemore bay (W.kust Schotl.)	litt.		<0.250	-	zeer goed	10/12 st.
Blome, 1983	Noordzee- eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Willems et al, 1982	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	0.188- 0.230	< 1%	0 % grint	4.6 %

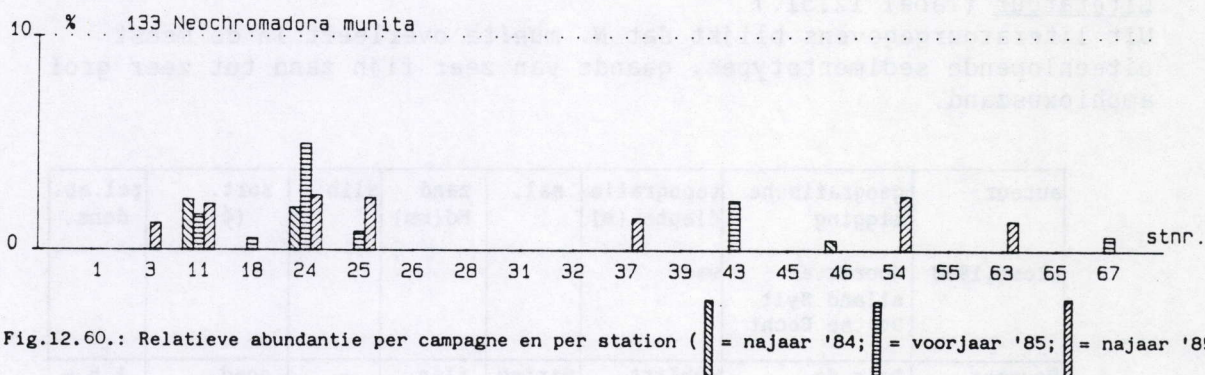
Tabel 12.49.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### NEOCHROMADORA MUNITA

#### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.60.) :

Het voorkomen van *Neochromadora munita* schijnt eerder willekeurig te zijn, dan gebonden aan bepaalde stations. Ze wordt slechts één maal in beide substalen van een zelfde staalnamepunt teruggevonden. Verder wordt ze steeds met lage abundanties aangetroffen (< 4 %), en is ze slechts in station 11 en station 24 tijdens de drie campagnes aanwezig.



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.61.) :

Er worden geen correlaties gevonden met één van de bestudeerde abiotische factoren.

#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.50.) :

*N. munita* is significant meer geassocieerd met de meest soortenrijke gemeenschappen. Bovendien is de relatieve abundantie van deze soort positief gecorreleerd met de diversiteit. Verder gaan hogere relatieve abundanties van deze soort meestal samen met hogere abundanties van *Camacolaimus tardus*, *Enoploides spiculohamatus*, *Microlaimus ostracion*, *Paracyatholaimus pentodon* en *Trichotheristus mirabilis*.



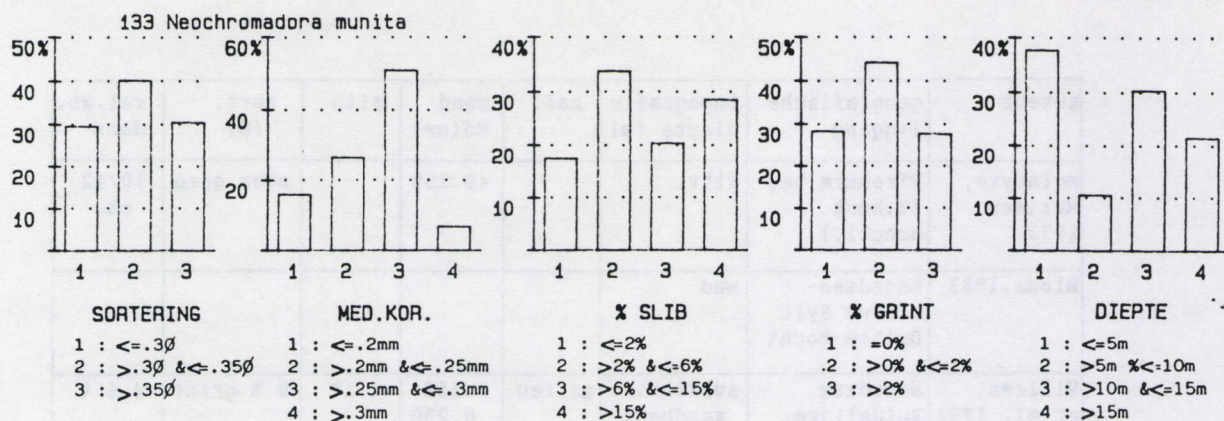


Fig. 12.61.: Zie legende figuur 12.3.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
N.munita					C.tardus	37.306	20	0.025
					E.spiculohamat.	47.710	28	0.025
					M.ostracion	48.170	20	0.000
					P.pentodon	42.088	24	0.025
					T.mirabilis	37.730	16	0.005

Tabel 12.50.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.51.)

Uit literatuurgegevens blijkt dat *N. munita* overleeft in de meest uiteenlopende sedimenttypes, gaande van zeer fijn zand tot zeer grof amphioxuszand.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Boucher, 1981	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	fijn	-	goed	1.5 - 2.3 %
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (30)	marien	grof	-	slecht	5.2 %

Tabel 12.51.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

*Neochromadora munita* is geen algemeen voorkomende soort in de Voordelta. Er wordt geen correlatie gevonden met één van de bestudeerde abiotische factoren.



## ODONTOPHORA RECTANGULA

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.62.) :

*Odontophora rectangulara* is een relatief stabiele en frekwent voorkomende soort in de Voordelta. Ze is over de drie campagnes en met hoge abundanties aanwezig in de stations 1, 26, 28, 32, 54 en 46 (2 - 18 %). Deze soort wordt verder nog continu, zij het minder abundant, teruggevonden in station 25 en station 63. In de overige stations verschijnt ze eerder sporadisch. Ze ontbreekt uitsluitend in station 3 en 65.

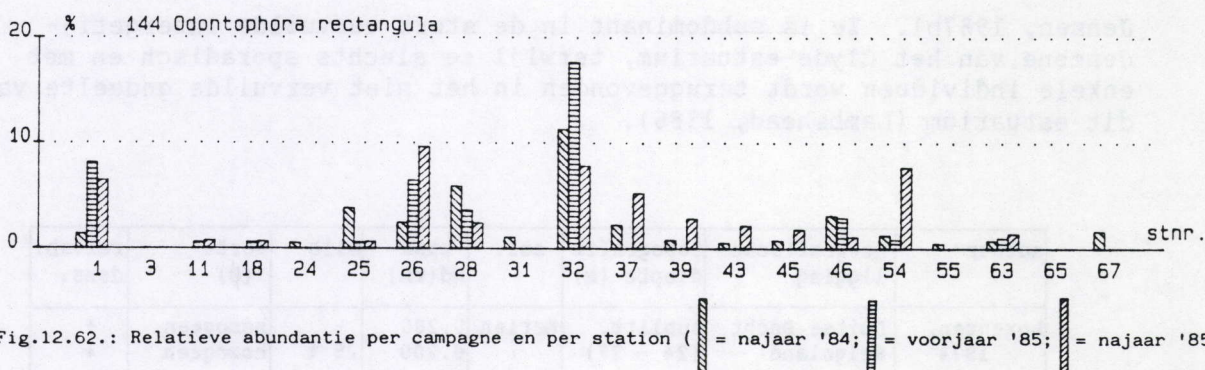


Fig.12.62.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).

#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.63.) :

*O. rectangulara* heeft noch sedimentologisch, noch bodemmorfologisch een uitgesproken habitatspreferentie. Ze is wel steeds dominant in alle stations met een grote en relatief stabiele slibfractie (stations 1, 26, 32).

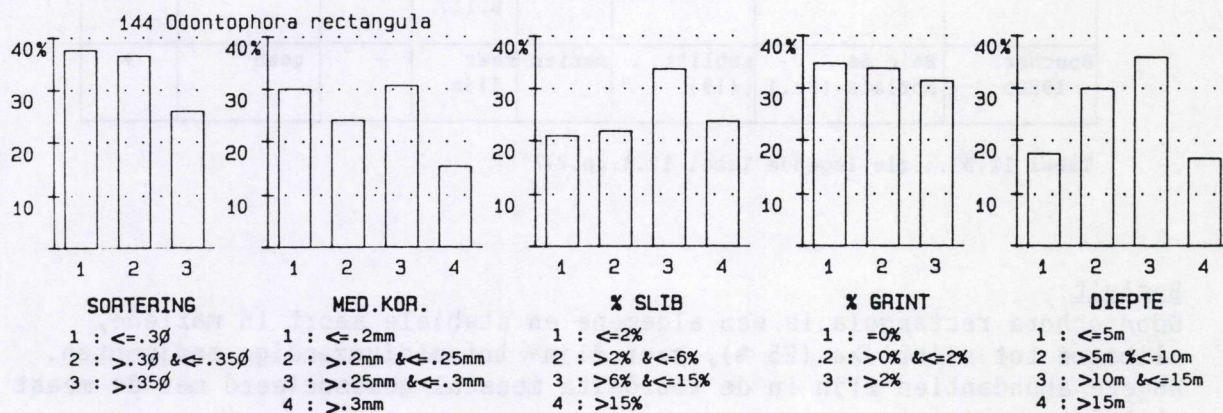


Fig. 12.63.: Zie legende figuur 12.3.

#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.52.) :

Het voorkomen van *O. rectangulara* is op kwalitatieve en op kwantitatieve basis met verscheidene soorten significant gecorreleerd.

#### Literatuur (Tabel 12.53.)

*O. rectangulara* wordt meestal aangetroffen in goed gesorteerd slibarm tot slibrijk, zeer fijn tot fijn zand. Ze wordt niet teruggevonden in grof zand of zuiver slib. Haar verticale distributie is geconcentreerd in de zuurstofarme diepere lagen (10 - 20 cm) van het sediment (Bouwman, 1983;



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
O.rectangula	O.perfectus	0.450	80	0.050	P.macramphis	61.060	24	0.000
	S.celtica	0.430	71	0.050	P.longicaudata	44.410	30	0.050
	S.punctata	0.500	85	0.000	R.inaequalis	45.250	18	0.000
	V.franzii	0.520	75	0.000	D.kornoeense	75.292	36	0.000
	V.langrunens.	0.540	74	0.000	M.diplechma	46.448	18	0.000
					M.aduncus	63.839	36	0.005

Tabel 12.52.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Jensen, 1987b). Ze is subdominant in de sterk vervuilde intergetijdenzone van het Clyde-estuarium, terwijl ze slechts sporadisch en met enkele individuen wordt teruggevonden in het niet vervuilde gedeelte van dit estuarium (Lamshead, 1986).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	+
				0.200	25 %	homogeen	+
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	0.084-0.103	23 -26 %	goed	0.9 %
Bouwman, 1983	Waddenzee overgangszone	sublitt.	28 %	0.125	-	0.08	3 %
		sublitt.	23 %	0.019-0.117	-	0.35-0.75	0.4 %
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	zeer fijn	-	goed	+

Tabel 12.53.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

*Odontophora rectangula* is een algemene en stabiele soort in mariene, slibarme tot slibrijke (25 %), zeer fijn- tot mediumzandige sedimenten. Hogere abundanties zijn in de Voordelta meestal geassocieerd met de meest slibrijke sedimenten.

### ONYX PERFECTUS

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.64.) :

*Onyx perfectus* is een algemene voorkomende soort in de Voordelta (15 van de 20 stations). Ze is steeds dominant in de stations 11, 18, 24, 25, 31, 37, 39, 45, 54, 55 en 63 (2 tot 18 %). Ze wordt niet teruggevonden in de stations 1, 3, 26, 46 en 65. In de overige stations verschijnt deze soort onregelmatig. De hoogste abundanties worden gevonden tijdens het najaar '84. In het voorjaar '85 zijn de abundanties steeds lager dan 7 %.



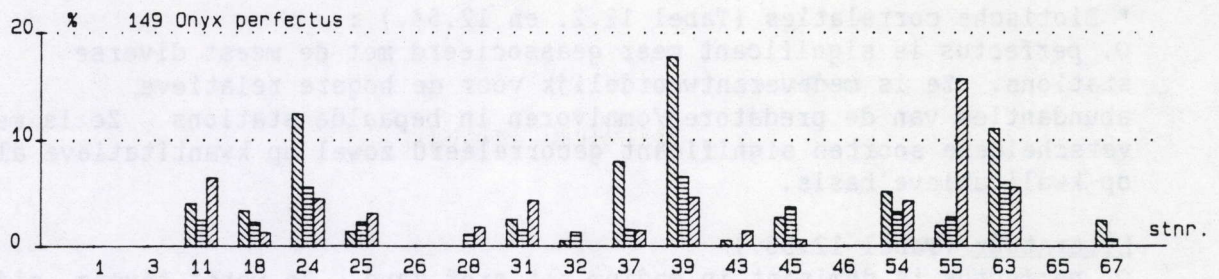


Fig.12.64.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; ▩ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.65.) :

*O. perfectus* wordt slechts één maal en met lage abundanties aangetroffen bij een slibfractie die groter is dan 5 %. Ze wordt significant minder teruggevonden in de fijnste zandstations (Md. < 0.20 mm). Met uitzondering van station 55, zijn haar relatieve abundanties veel lager in de geulen, in vergelijking tot de meeste ondiepe stations.

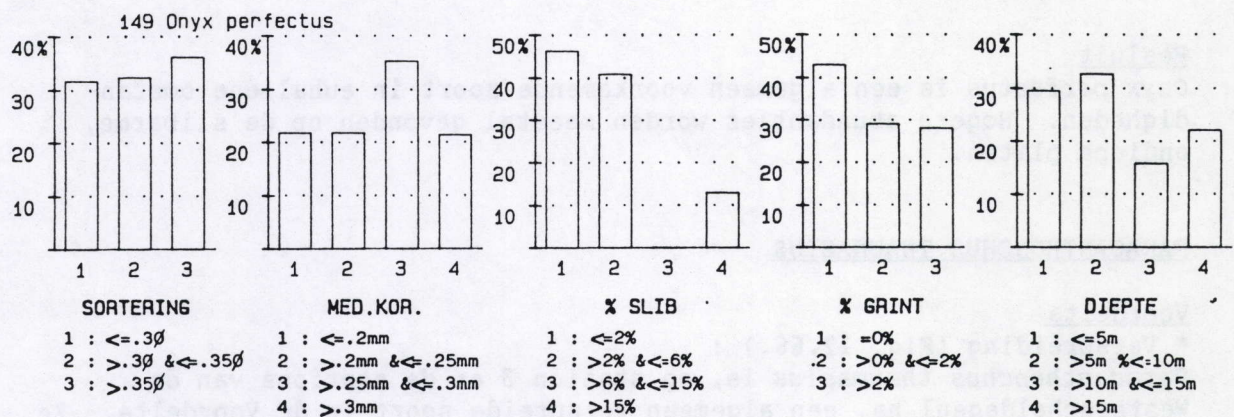


Fig. 12.65.: Zie legende figuur 12.3.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
O.perfectus	B.capacosus	0.492	63	0.000	B.capacosus	53.677	36	0.050
	D.stylosum	0.742	66	0.000	D.stylosum	132.294	54	0.000
	E.spiculoham.	0.520	75	0.000	O.perfectus	56.862	24	0.000
	E.propinquus	0.540	74	0.000	G.longicaudatus	70.215	30	0.000
	G.longicauda.	0.562	64	0.000	L.aphanothecae	38.743	24	0.050
	M.ostracion	0.538	65	0.000	M.diplechma	28.870	18	0.050
	O.rectangula	0.450	80	0.050	M.ostracion	62.050	30	0.000
	P.pentodon	0.440	75	0.050	P.pentodon	62.815	36	0.005
	T.tenuicauda.	0.465	73	0.000	T.interstitialis	46.460	30	0.050
	V.franzili	0.512	78	0.000	T.tenuicaudatus	47.600	30	0.025
	V.langrunens.	0.475	80	0.000	V.langrunensis	111.010	54	0.000

Tabel 12.54.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .



\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.54.) :

*O. perfectus* is significant meer geassocieerd met de meest diverse stations. Ze is medeverantwoordelijk voor de hogere relatieve abundanties van de predatoren/omnivoren in bepaalde stations. Ze is met verscheidene soorten significant gecorreleerd zowel op kwantitatieve als op kwalitatieve basis.

#### Literatuur (Tabel 12.55.)

*O. perfectus* is dominant in medium tot grof zand. Ze wordt tevens, zij het met lage abundanties aangetroffen in slibarm, fijn zand. Ze wordt niet teruggevonden in brakke milieus.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Willems et al, 1982a	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	fijn medium grof	< 1% < 1.6% < 0.3%	0 % grint 2-7 % 0 - 10 %	+ + 13.1 %

Tabel 12.55.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

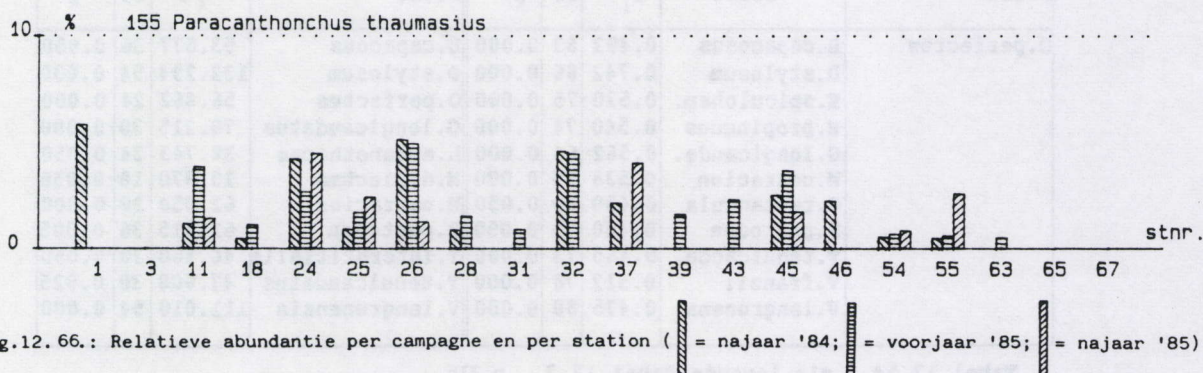
*Onyx perfectus* is een algemeen voorkomende soort in euhaliene omstandigheden. Hogere abundanties worden meestal gevonden op de slibarme, ondiepe platen.

#### PARACANTHONCHUS THAUMASIUS

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig. 12.66.) :

*Paracanthonchus thaumasius* is, op station 3 en de stations van de Westerscheldegeul na, een algemeen verspreide soort in de Voordelta. Ze wordt continu en subdominant (tot 8.5 %) aangetroffen in de stations 24, 25, 26, 28 en 45. Ze is nog steeds continu, zij het met lagere abundanties, aanwezig in de stations 11, 54 en 55. Opmerkelijk is de hoge abundantie (6 %) van deze soort tijdens het najaar '84 in station 1, waarna ze volledig verdwijnt.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.67.) :

*P. thaumasius* is tolerant voor een brede range van omgevings-



karakteristieken. Ze verdwijnt slechts bij een reductie van de saliniteit, en in hydrodynamisch sterk verstoorde milieus, zoals in de Westerscheldegeul.

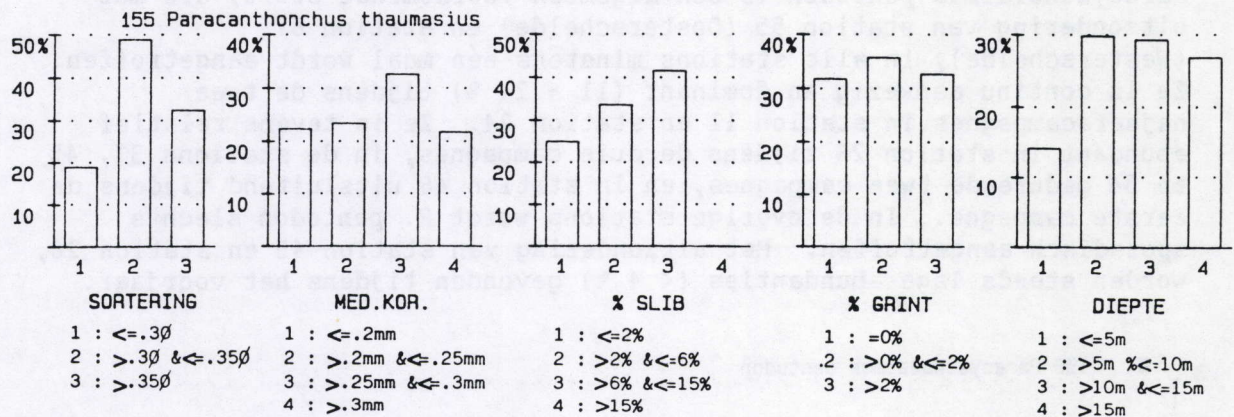


Fig. 12.67.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.56.) :

*P. thaumasius* is significant gecorreleerd met de meest diverse gemeenschappen. Ze is medeverantwoordelijk voor de hogere abundanties van de epistratumeters in bepaalde stations. Haar verspreiding en relatieve abundantie zijn hoog significant gecorreleerd met die van *Paracyatholaimus pentodon*. Verder worden nog, zowel op kwantitatieve als op kwalitatieve basis, met verscheidene soorten significante correlaties gevonden.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
P.thaumasius	P.pentodon	0.500	64	0.000	P.pentodon	55.942	30	0.005
	S.punctata	0.428	84	0.050	P.macramphis	52.600	20	0.000
	V.franzii	0.452	73	0.050	R.lyngei	40.862	25	0.025
					R.inaequalis	40.450	15	0.000
					A.helgolandicus	33.808	20	0.050
					D.kornoeense	53.767	30	0.005
					D.xyaliforme	125.049	30	0.000
					D.cucullata	39.815	20	0.010
					M.diplechma	27.908	15	0.025

Tabel 12.56.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Literatuur

*P. thaumasius* is een abundante soort in de fijnzandige sedimenten tegen de laagwaterlijn van het gepollueerd Clyde-estuarium. In de niet vervuilde stations wordt deze soort hier slechts met enkele individuen teruggevonden (Lambhead, 1986).

Besluit

*Paracanthochus thaumasius* is een zeer algemene soort in mariene milieus. Binnen de Voordelta is ze niet beperkt tot een bepaald habitatstype, alhoewel de meest slibrijke sedimenten worden vermeden. Ze overleeft ook niet in hydrodynamisch en chemisch sterk verstoorde gebieden zoals de Westerscheldegeul, alhoewel ze in het Clyde-estuarium wordt aangetroffen in het meest gepollueerde gedeelte.

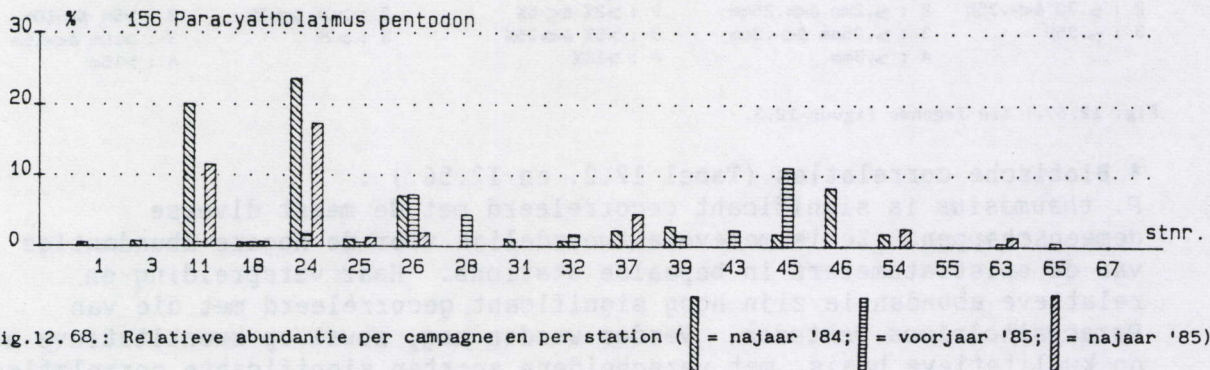


## PARACYATHOLAIMUS PENTODON

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.68.) :

*Paracyatholaimus pentodon* is een algemeen voorkomende soort, die met uitzondering van station 55 (Oosterschelde) en station 67 (Westerschelde), in alle stations minstens één maal wordt aangetroffen. Ze is continu aanwezig en dominant (11 - 24 %) tijdens de twee najaarscampagnes in station 11 en station 24. Ze is tevens relatief abundant in station 26 tijdens de drie campagnes, in de stations 37, 45 en 54 gedurende twee campagnes, en in station 46 uitsluitend tijdens de eerste campagne. In de overige stations wordt *P. pentodon* slechts sporadisch aangetroffen. Met uitzondering van station 45 en station 26, worden steeds lage abundanties (< 4 %) gevonden tijdens het voorjaar.



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.69.) :

*P. pentodon* is een zeer algemene soort. Ze is slechts gelimiteerd in haar verspreiding in twee stations, gekenmerkt door een minder goed gesorteerd sediment (station 55) of door tijdelijke slibaccumulaties (station 67). Er wordt echter geen enkele correlatie met één van de abiotische factoren waargenomen.

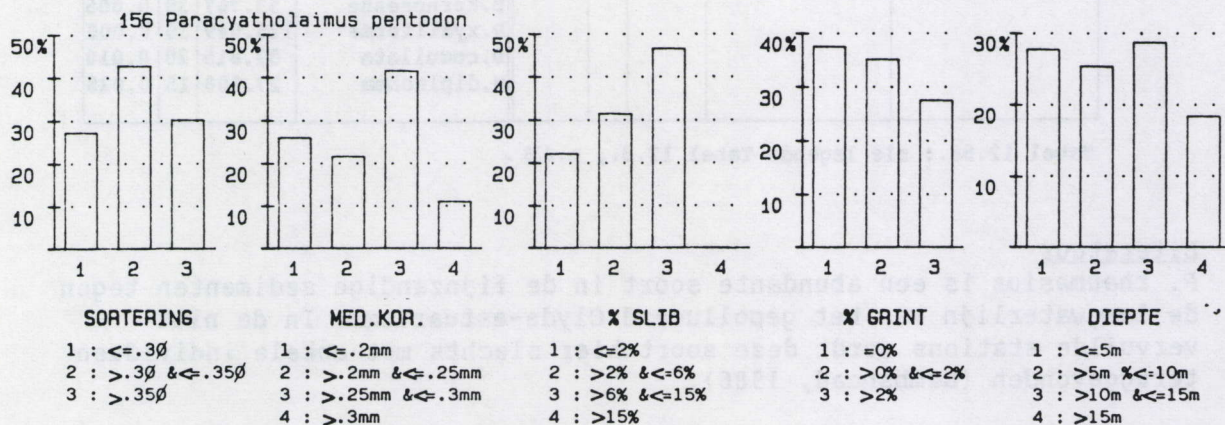


Fig. 12.69.: Zie legende figuur 12.3.

#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.57.) :

Deze soort is significant meer geassocieerd met de meest soortenrijke gemeenschappen. Haar voorkomen en relatieve abundantie zijn significant gecorreleerd met die van verscheidene soorten (Tabel 12.57.).



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
P.pentodon	D.stylosum	0.492	69	0.000	M.acinaces	48.149	30	0.025
	O.perfectus	0.440	75	0.050	O.perfectus	62.815	36	0.005
	P.thaumasius	0.500	64	0.000	P.thaumasius	55.942	30	0.005
	V.franzii	0.492	72	0.000	P.longicaudata	50.853	30	0.025
	V.langrunens.	0.452	73	0.050	T.interstitialis	53.156	30	0.010
					T.tenuicaudatus	47.250	30	0.025
					N.munita	42.088	24	0.025

Tabel 12.57.: zie legende Tabel 12.3., 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.58.)

Volgens Blome (1983) is *P. pentodon* een typische soort voor de sublittorale zone. Lamshead (1986) vindt deze soort echter nog regelmatig terug in de slibarme, fijnzandige laagwaterzone van het Clyde-estuarium. Haar voortplantingsactiviteit zou niet gebonden zijn aan bepaalde maanden of seizoenen. Lorenzen (1974) vindt een maximaal aantal juvenielen in de maanden april tot juli. Volgens Blome (1983) grijpt een maximale reproductieactiviteit plaats tijdens de maanden juli tot oktober. Tijdens de winter is het aantal juvenielen steeds minimaal.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	3.9 %
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					

Tabel 12.58.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

*Paracyatholaimus pentodon* is een algemeen voorkomende en dominante soort in mariene, zandige substraten. Vandaar ook dat hogere abundanties van deze soort worden aangetroffen in de Voordelta. Ze wordt, met uitzondering van een slibfractie die meer dan 15 % bedraagt, in alle sedimenttypes teruggevonden in de Voordelta.

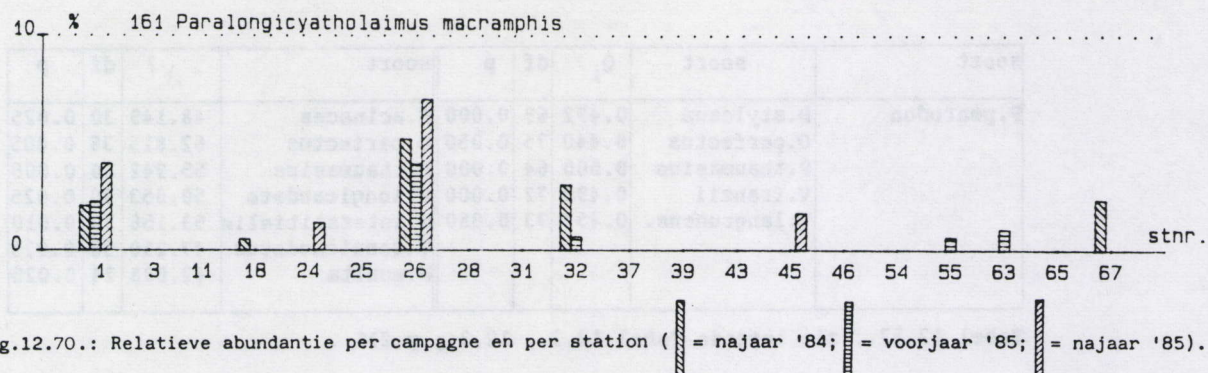
#### PARALONGICYATHOLAIMUS MACRAMPHIS

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.70.) :

*Paralongicyatholaimus macramphis* is steeds met hogere abundanties aanwezig in station 1 en station 26 (2 - 7 %). Daarnaast wordt deze soort nog met lage abundanties aangetroffen tijdens de eerste twee campagnes in station 32. Ze verschijnt slechts sporadisch in de overige stations.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.71.) :

*P. macramphus* is niet beperkt tot, maar heeft wel een hoog significante voorkeur voor de meest fijnzandige en slibrijke substraten (50 % van de replica's met deze soort is gekenmerkt door een mediane korrel van minder dan 0.21 mm, terwijl in 77 % van de replica's een slibfractie van meer dan 6 % aanwezig is). Ze wordt met meer continuïteit en hogere abundanties teruggevonden in dit sedimenttype (stations 1, 26 en 32).

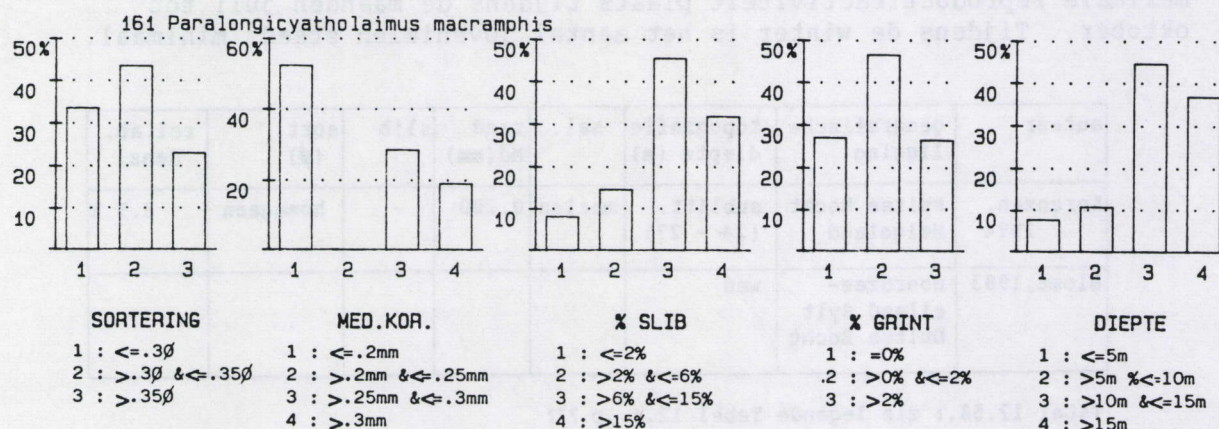


Fig. 12.71.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.59.) :

Zelf een epistratumeter is *P. macramphus* significant meer aanwezig in stations met een hoger percentage van de niet-selectieve detritusetters, en een lager percentage van de predatoren/omnivoren. Dit is in overeenstemming met de correlaties van deze voedingstypes met de slibfractie. *P. macramphus* vertoont op kwantitatieve basis hoog significante correlaties met verscheidene soorten (Tabel 12.59.). Op kwalitatieve basis wordt slechts met *Daptonema kornoeense* een significante correlatie gevonden.

Literatuur (Tabel 12.60.)

In de Duitse Bocht blijkt *P. macramphus* eerder gecorreleerd te zijn met slibarm, fijn zand dan met slibrijk zand (Lorenzen, 1974) .

Besluit

*Paralongicyatholaimus macramphus* is een typische soort voor stabiel fijn zand.



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
P.macramphs	D.kornoeense	0.500	28	0.050	A.helgolandicus	33.919	16	0.010
					C.salicaniensis	21.315	8	0.010
					D.fistulatum	40.198	16	0.000
					D.kornoeense	88.589	24	0.000
					D.xyaliforme	109.520	24	0.000
					M.diplechma	53.139	12	0.000
					O.rectangula	61.060	24	0.000
					P.thaumasius	52.600	20	0.000
					P.longicaudata	98.920	20	0.000
					R.inaequalis	41.760	12	0.000
					S.celtica	54.161	28	0.005
					S.punctata	63.830	36	0.005

Tabel 12.59.: zie legende Tabel 12.3.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (ø)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	+

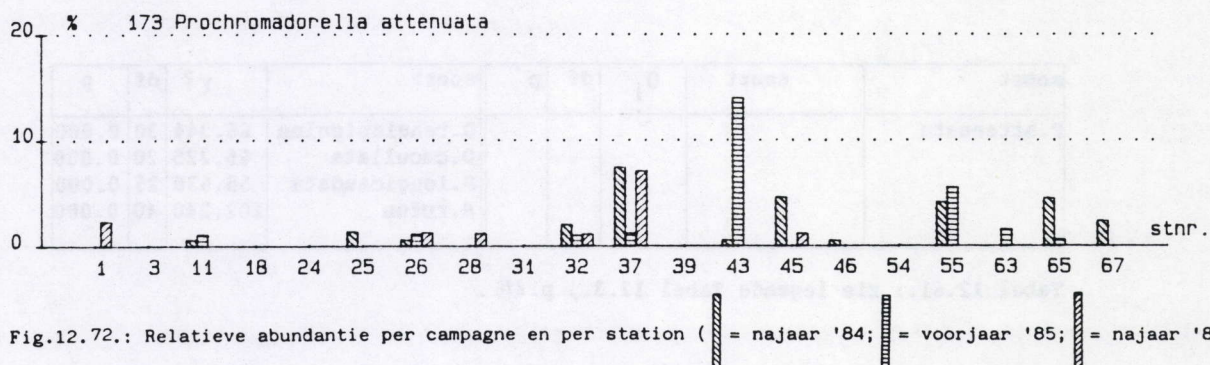
Tabel 12.60.: zie legende Tabel 12.4.,p.277

#### PROCHROMADORELLA ATTENUATA

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.72.) :

*Prochromadorella attenuata* is slechts continu aanwezig in station 32 en station 37. Hogere abundanties zijn aanwezig in station 37 tijdens de twee najaarscampagnes (7.5 tot 8.5 %). Verder is *P. attenuata* nog relatief abundant tijdens het najaar '84 in de stations 45, 55 en 65, en tijdens het voorjaar '85 in station 43 en station 55. Deze soort wordt niet teruggevonden in de stations 3, 18, 24, 31, 39 en 54.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.73.) :

*P. attenuata* vertoont een lichte affiniteit voor de minst gesorteerde en meest grintrijke sedimenten. De hoogste relatieve abundanties worden gevonden bij de minst goede sortering (sort. :  $r_s = 0.347$ ,  $n = 34$ ). De



verspreiding van *P. attenuata* is echter niet beperkt tot een bepaalde range van abiotische kenmerken. Ze is aanwezig in alle diepere stations, in tegenstelling tot de ondiepe platen, waar haar verspreiding niet algemeen is.

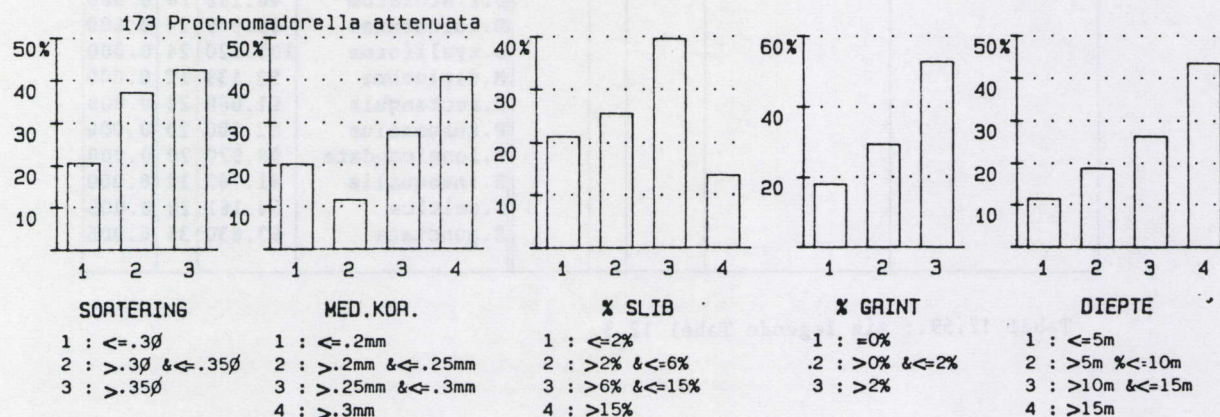


Fig. 12.73.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.61.) :

Als epistatumeter is de verspreiding van *P. attenuata* significant meer gecorreleerd met hogere abundanties van deze voedingsgroep. *P. attenuata* is op kwantitatieve basis hoog significant gecorreleerd met *D. tenuispiculum*, *Dichromadora cucullata*, *P. longicaudata* en *Sigmaphoranema rufum*.

Literatuur (Tabel 12.62.) :

In de Duitse Bocht is *P. attenuata* dominant in grof zand (Lorenzen, 1974), terwijl ze niet wordt teruggevonden in slib of slibrijk fijn zand.

### Besluit

*Prochromadorella attenuata* is een eurytope soort in mariene sublittorale gebieden. De hoogste relatieve abundanties van deze soort zijn echter meestal gecorreleerd met de minst gesorteerde, meest grintrijke en medium- tot grofzandige sedimenten.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>P.attenuata</i>					<i>D.tenuispiculum</i>	66.344	30	0.000
					<i>D.cucullata</i>	65.225	20	0.000
					<i>P.longicaudata</i>	55.630	25	0.000
					<i>S.rufum</i>	102.240	40	0.000

Tabel 12.61.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (30)	marien	grof 0.200	+ -	slecht homogeen	16.8 % 1.9 %
Boucher, 1981	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	fijn	-	goed	0.25- 1.33 %

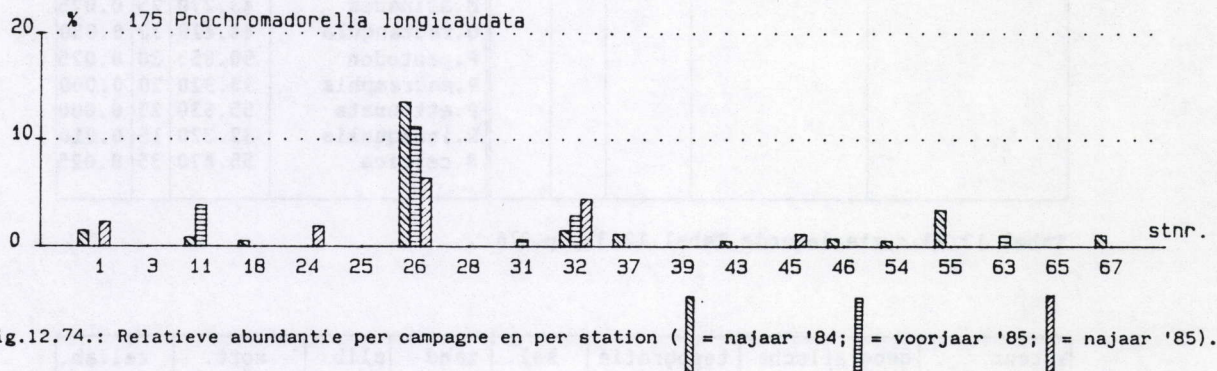
Tabel 12.62.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### PROCHROMADORELLA LONGICAUDATA

##### Voordelta

##### \* Verspreiding (Fig.12.74.) :

Station 26 van de Grevelingenmonding wordt tijdens de drie campagnes gekenmerkt door de dominantie van *Prochromadorella longicaudata* (6.5 - 13 %). Deze soort is minder abundant maar eveneens over de drie campagnes aanwezig in station 32 (2 - 4 %) ter hoogte van de Oosterscheldegeul. Verder wordt *P. longicaudata* eerder sporadisch en meestal met lage abundanties aangetroffen.



##### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.75.) :

Het voorkomen van *P. longicaudata* is niet beperkt tot een bepaalde range van abiotische kenmerken. Wel wordt deze soort met de hoogste relatieve abundanties en de meeste continuïteit teruggevonden in de meest slibrijke en fijnste sedimenten (0.15 - 0.16 mm). De relatieve abundanties zijn negatief gecorreleerd met de mediane korrelgrootte (Md.(mm) :  $r_s = -0.414$ ,  $n = 28$ ).

##### \* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.63.) :

De verspreiding van *P. Longicaudata* gaat meestal samen met lage abundanties van de predatoren/omnivoren en hogere abundanties van de epistratumeters, waartoe deze soort zelf behoort. *P. longicaudata* is kwantitatief significant gecorreleerd met verscheidene soorten (Tabel 12.63.).

##### Literatuur (Tabel 12.64.)

*P. longicaudata* vertoont een duidelijke affiniteit voor slibarm, fijn zand, alhoewel ze meestal met lage abundanties wordt aangetroffen. Deze soort wordt niet teruggevonden in slibrijk zand. In een intergetijdenplaat in de Waddenzee is haar verticale distributie geconcentreerd op meer dan 8 cm diepte in het sediment (Bouwman, 1983)



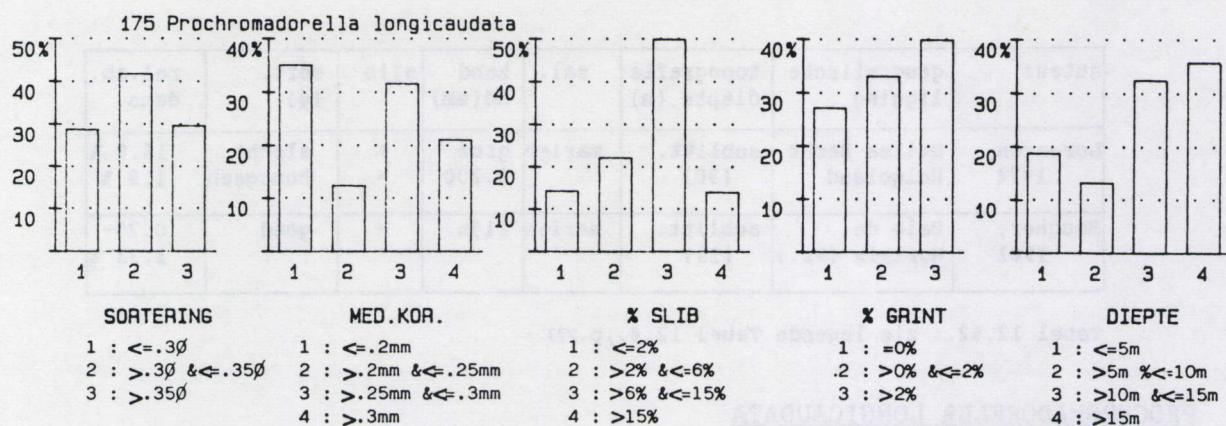


Fig. 12.75.: Zie legende figuur 12.3.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
P.longicaudata					A.helgolandicus	33.295	20	0.050
					D.fistulatum	55.181	20	0.000
					D.kornoeense	104.088	30	0.000
					D.cucullata	41.468	20	0.005
					M.diplechma	41.214	15	0.000
					M.acinaces	43.270	25	0.025
					O.rectangula	44.410	30	0.050
					P.pentodon	50.853	30	0.025
					P.macramphis	98.920	20	0.000
					P.attenuata	55.630	25	0.000
					R.inaequalis	32.320	15	0.010
					S.celtica	55.870	35	0.025

Tabel 12.63.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	0.8 %
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	zeer fijn	-	goed	++

Tabel 12.64.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

De habitatspreferentie van deze soort in de Voordelta is niet volledig in overeenstemming met de literatuurgegevens. *Prochromadorella longicaudata* is waarschijnlijk een eurytope soort, met een lichte affiniteit voor fijn zand waar de hoogste relatieve abundanties worden aangetroffen.

### RHYNCHONEMA LYNCEI

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.76.) :

De hoogste relatieve abundanties (2 - 4 %) van deze soort en de meeste continuïteit in haar voorkomen wordt aangetroffen in station 18 en



station 31. Verder wordt *Rhynchonema lyngei* tijdens tenminste twee campagnes, en meestal met lage abundanties (< 2 %) teruggevonden in de stations 11, 25, 28 en 54. In de stations 32, 39 en 63 is deze soort slechts eenmalig in de tijd en met lage abundanties vertegenwoordigd.

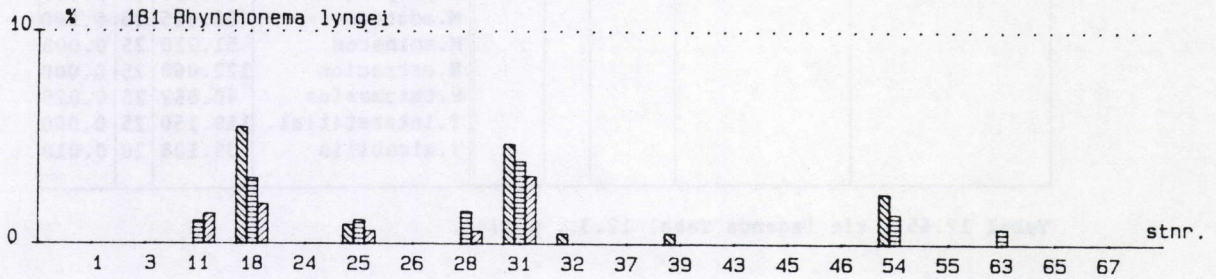


Fig.12.76.: Relatieve abundantie per campagne en per station (▨ = najaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.77.) :

*R. lyngei* is niet aanwezig in de slechtst gesorteerde substraten (sort  $\phi > 0.43$ ). Op uitzondering van twee replicas wordt ze uitsluitend aangetroffen in zeer goed gesorteerde sedimenten (sort  $\phi < 0.35$ ). Verder is deze soort steeds geassocieerd met fijn zand, en met kleine slibfracties (< 5 %). Op station 11 na, is haar verspreiding beperkt tot sediment met minder dan 1 % grint. De verspreiding van *R. lyngei* is verder nog beperkt tot, maar niet algemeen over de meest ondiepe stations. Ze wordt steeds teruggevonden bij grote chlorofyl a-gehaltes.

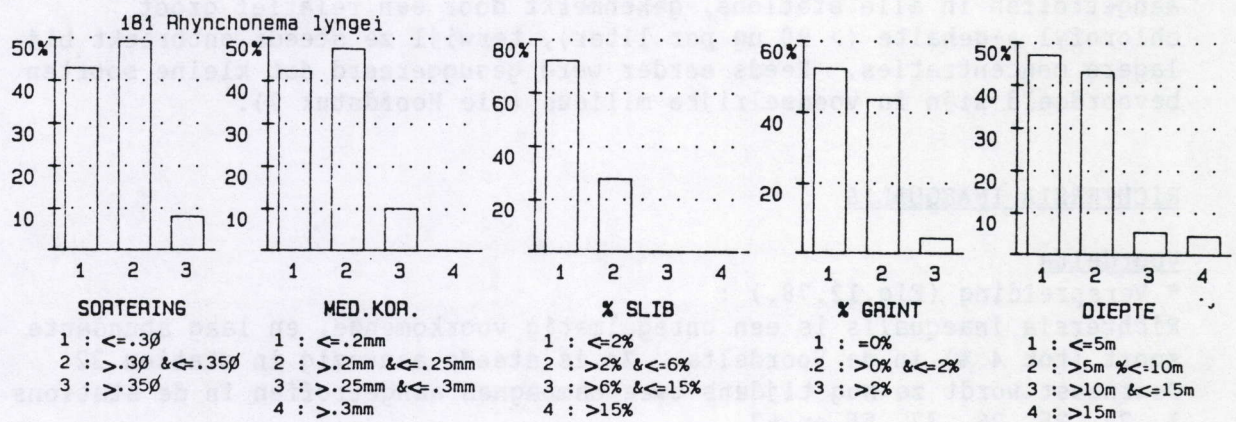


Fig. 12.77.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.65.) :

*R. lyngei* is meestal geassocieerd met de meest soortenrijke gemeenschappen, die gekenmerkt zijn door een hoog percentage niet-selectieve detrituseters. De verspreiding van deze soort is significant gecorreleerd met die van *Microlaimus ostracion*. Hogere relatieve abundanties van *R. lyngei* gaan samen met hogere abundanties van verscheidene soorten (Tabel 12.65.).

Literatuur (Tabel 12.66.)

*R. lyngei* wordt met lage abundanties teruggevonden in slibarm, goed gesorteerd fijn zand ter hoogte van de Duitse Bocht (Lorenzen, 1974).



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	X <sup>2</sup>	df	p
R.lyngei	M.ostracion	0.500	65	0.000	B.capacosus	93.775	30	0.000
					D.stylosum	92.219	45	0.000
					E.propinquus	50.027	30	0.025
					M.aduncus	83.425	30	0.000
					M.acinaces	51.210	25	0.005
					M.ostracion	122.060	25	0.000
					P.thaumasius	40.862	25	0.025
					T.interstitial.	119.150	25	0.000
					T.mirabilis	39.108	20	0.010

Tabel 12.65.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	0.3 %

Tabel 12.66.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

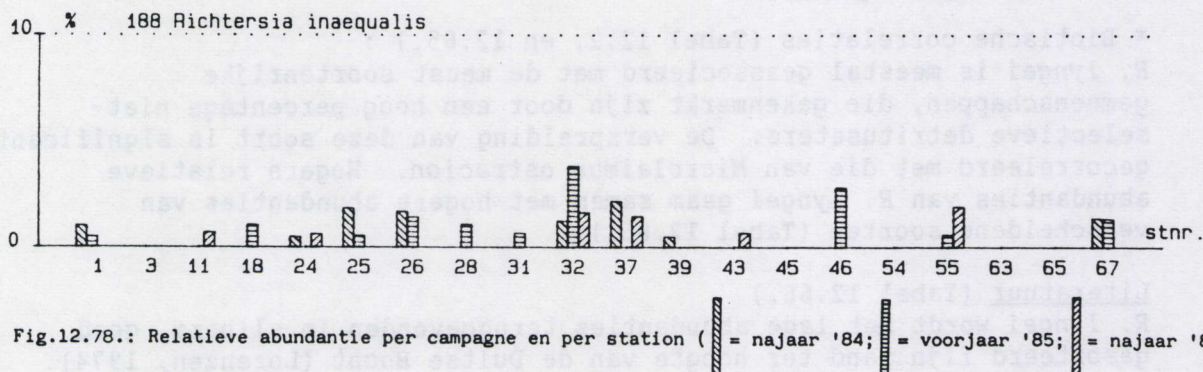
*Rhynchonema lyngaei* is een euhaliene, stenotope soort, gekenmerkt door een uitgesproken affiniteit voor zeer goed gesorteerd, slibarm en grintarm fijn zand. Verder wordt deze kleine soort, zij het met lage abundanties, aangetroffen in alle stations, gekenmerkt door een relatief groot chlorofyl a-gehalte (> 90 µg per liter), terwijl ze steeds ontbreekt bij lagere concentraties. Reeds eerder werd gesuggereerd dat kleine soorten bevoordeeld zijn in voedselrijke milieus (zie Hoofdstuk 7).

### RICHTERSIA INAEQUALIS

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.78.) :

*Richtersia inaequalis* is een onregelmatig voorkomende, en laag abundante soort (tot 4 %) in de Voordelta. Ze is steeds aanwezig in station 32. Daarnaast wordt ze nog tijdens twee campagnes aangetroffen in de stations 1, 24, 25, 26, 37, 55 en 67.





\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.79.) :

*R. inaequalis* wordt frekwent aangetroffen in de slibrijke (5 - 20 %) en diepe stations, alhoewel haar verspreiding niet beperkt is tot dit habitatstype (48 % van de replica's met deze soort heeft een slibfractie die groter is dan 14 %).

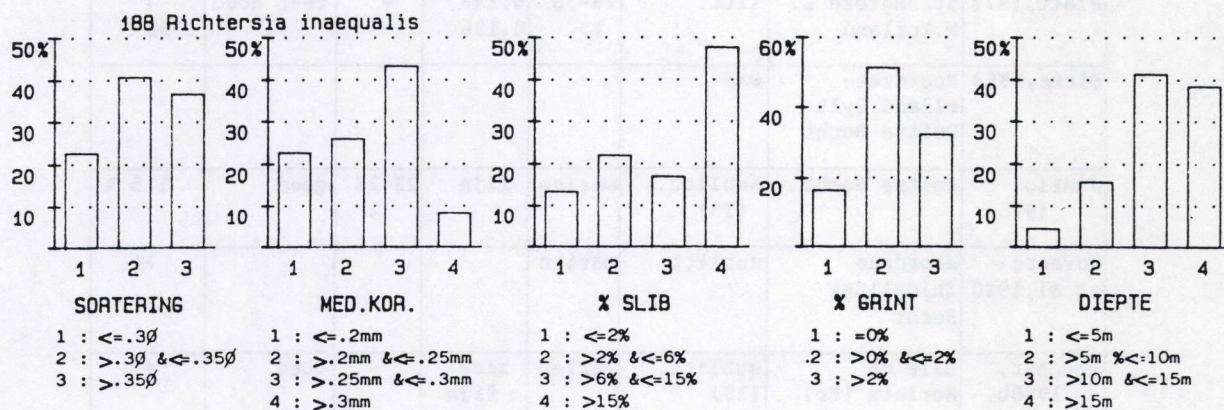


Fig. 12.79.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.67.) :

*R. inaequalis* wordt significant meer teruggevonden in de meest soortenrijke stations. Ze is slechts op kwantitatieve basis hoog significant gecorreleerd met verscheidene soorten.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
<i>R. inaequalis</i>					<i>A. helgolandicus</i>	22.136	12	0.050
					<i>D. kornoeense</i>	38.865	18	0.005
					<i>D. xyaliforme</i>	32.118	18	0.025
					<i>O. rectangula</i>	45.250	18	0.000
					<i>P. thaumasius</i>	40.450	15	0.000
					<i>P. macramphus</i>	41.760	12	0.000
					<i>P. longicaudata</i>	32.320	15	0.010
					<i>S. celtica</i>	40.390	21	0.010
					<i>V. franzi</i>	24.440	12	0.025

Tabel 12.67.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.68.)

*R. inaequalis* wordt regelmatig teruggevonden in slibarm tot slibrijk (max. 25 %), zeer goed gesorteerd, fijn tot zeer fijn zand. Het is een dominante soort in slibarm en homogeen fijn zand. Platt (1977) beschouwt *R. inaequalis* als een stenotopie soort, beperkt in haar verspreiding tot de meest stabiele levensomstandigheden, nl. tegen de laagwaterlijn van Strangford Lough. Ze wordt ook teruggevonden in de vervuilde laagwaterzone van de Clydemonding (Lamshead, 1986). De reproductie gebeurt gans het jaar door, maar is maximaal tijdens de maanden juni en januari (Lorenzen, 1974).

#### Besluit

De verspreiding van *Richtersia inaequalis* is niet beperkt tot een bepaald sedimentstype. Ze overleeft zowel in slibarm als in slibrijk fijn zand.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200 0.200	- 25 %	homogeen ,,	6 % 0.5 %
Platt, 1977	Strangford L. N.Ierland	litt.	28-38 %	0.146 0.196	- -	zeer goed ,,	7 92
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Juario, 1975	Duitse Bocht	sublitt. (35)	marien	fijn	23-26 %	goed	1.5 %
Govaere et al, 1980	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt.	marien				++
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr)	sublitt. (19)	marien	zeer fijn	-	goed	++

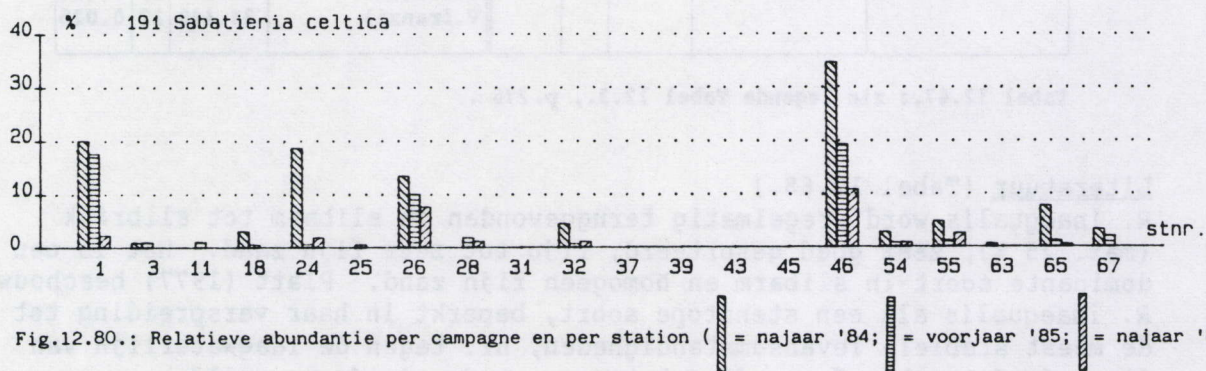
Tabel 12.68.: zie legende Tabel 12.4., p. 277

## SABATIERIA CELTICA

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.80.) :

Het voorkomen en de relatieve abundanties van *Sabatieria celtica* zijn relatief stabiel in de tijd. Deze soort is in acht stations continu aanwezig, waarbij in drie van deze stations (1, 26 en 46) haar relatieve abundantie van 13 % tot 33 % kan oplopen. Verder worden nog hoge abundanties van deze soort aangetroffen in station 24 tijdens het najaar '84. Haar verspreiding is algemeen over de Voordelta, met uitzondering van enkele ondiepe stations in de nabijheid van de Oosterscheldemonding.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.81.) :

*S. celtica* wordt niet gekenmerkt door een uitgesproken habitatspreferentie. Wel wordt ze frekwenter aangetroffen in de minst gesorteerde sedimenten, die verder nog gekenmerkt zijn door een grote slibfractie (3 - 20 %). De relatieve abundanties van deze soort nemen zelfs toe met de grootte van de slibfractie. De hoogste abundanties worden dan ook gevonden in de slibrijke sedimenten van het noorden van de



Voordelta (station 1), de Grevelingengeul (station 26), en een deel van de Oosterscheldegeul (station 46). Ze is slechts met lage abundanties vertegenwoordigd in de slibrijke maar onstabiele sedimenten van de Westerscheldegeul.

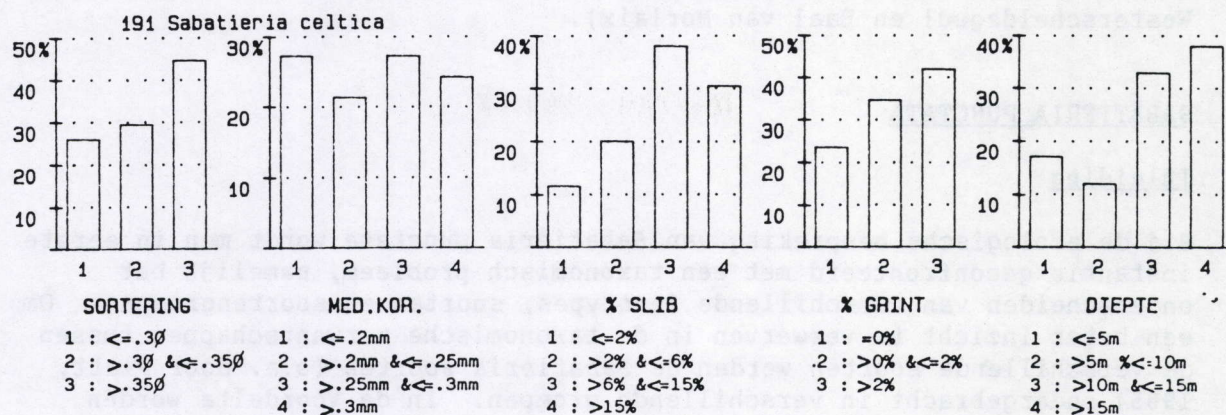


Fig. 12.81.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.69.) :

*S. celtica* is medeverantwoordelijk voor de hogere abundanties van de niet-selectieve detrituseters in bepaalde stations, en dit ten koste van de relatieve abundanties van de predatoren/omnivoren. Haar voorkomen is hoog significant gecorrreleerd met dat van *S. punctata*. Er worden zowel op kwantitatieve als op kwalitatieve basis significante correlaties gevonden met verscheidene soorten (Tabel 12.69.).

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>S.celtica</i>	<i>O.rectangula</i>	0.430	71	0.050	<i>A.helgolandicus</i>	50.485	28	0.010
	<i>S.punctata</i>	0.530	77	0.000	<i>D.fistulatum</i>	53.187	28	0.010
					<i>D.xyaliforme</i>	80.473	42	0.000
					<i>M.diplechma</i>	58.582	21	0.000
					<i>M.scanicus</i>	59.172	42	0.050
					<i>M.conothelis</i>	72.701	35	0.000
					<i>P.macramphis</i>	54.161	28	0.005
					<i>P.longicaudata</i>	55.870	35	0.025
					<i>R.inaequalis</i>	40.390	21	0.010
					<i>S.punctata</i>	92.450	63	0.010

Tabel 12.69.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

### Literatuur

*S. celtica* is een mariene, maar overigens eurytope soort. Ze wordt zowel in intergetijden- als in sublittorale zones aangetroffen. Haar voorkomen is onafhankelijk van de sedimentsamenstelling (Lorenzen, 1974; Tietjen, 1977; Blome, 1983). Hogere abundanties van deze soort zijn dikwijls geassocieerd met slibarm tot slibrijk fijn zand (Tietjen, 1969; Lorenzen, 1974; Juario, 1975; Boucher, 1981; Willems et al., 1982a; Warwick en Gee, 1984; Heip et al., 1984; Herman et al., 1985). Volgens Boucher (1980a) is *S. celtica* een indicatorsoort voor verstoorde milieus. Na de ramp met de Amoco cadiz ter hoogte van de Bretoense kust is de abundantie van deze soort immers sterk toegenomen in de sublittorale fijnzandige sedimenten van de Baai van Morlaix (Boucher, 1980a).



## Besluit

*Sabatieria celtica* is een mariene maar overigens eurytope soort, waarvan hogere abundanties karakteristiek zijn voor slibrijk fijn zand. Ze overleeft beter dan de meeste soorten bij verstoring van het habitat (vb. Westerscheldegeul en Baai van Morlaix).

## SABATIERIA PUNCTATA

### Inleiding

Bij de ecologische bespreking van *Sabatieria punctata* wordt men in eerste instantie geconfronteerd met een taxonomisch probleem, namelijk het onderscheiden van verschillende fenotypes, soorten en soortengroepen. Om een beter inzicht te verwerven in de taxonomische verwantschappen tussen de verschillende soorten werden de *Sabatieria* soorten (o.a. door Platt, 1985) ondergebracht in verschillende groepen. In de Voordelta worden zowel vertegenwoordigers van de *S. celtica* - groep (zie hoger), als van de *S. pulchra* - groep (cfr. Platt, 1985) teruggevonden. Vincx (1986b) synonimiseerde binnen de *S. celtica*- groep *S. strigosa* met *S. celtica*. Binnen de *S. pulchra*-groep werden *S. mortenseni*, *S. breviseta* en *S. vulgaris* gesynonimiseerd met *S. punctata* (Vincx, 1986b). Een probleem binnen deze groep blijft de discriminatie tussen *S. pulchra* en *S. punctata*. Het belangrijkste verschil tussen beide soorten is het aantal preanale supplementen (die enkel bij mannelijke exemplaren worden teruggevonden), zodat de determinatie van juvenielen en wijfjes praktisch onmogelijk is. De verspreiding van beide soorten beperkt zich tot dezelfde geografische range, maar *S. pulchra* zou een mesohaliene of brakwatersoort zijn, terwijl *S. punctata* een mariene soort is (Jensen, 1981; Vincx, 1986b). De Voordelta is echter een overgangsgebied tussen de Noordzee en verscheidene estuaria en zeegaten, zodat het onmogelijk blijft op basis van de habitatspreferenties een onderscheid te maken tussen *S. pulchra* en *S. punctata*. Aangezien de microhabitaten van beide soorten gelijk zijn (het zijn beide slibminnende soorten met een maximale abundantie ter hoogte van de redoxlaag (Jensen, 1981)) wordt er in deze studie geen onderscheid gemaakt tussen *S. pulchra* en *S. punctata*. De meeste individuen vertonen zes preanale supplementen (= *S. punctata*) met een mogelijke variatie binnen een substaal van 7, 8 en zelfs 9 supplementen (= *S. pulchra*). Vincx (1986b) veronderstelt dat het eventueel gaat om een groep van soorten met een microallopatrische verspreiding.

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.82.) :

*Sabatieria punctata* is de meest dominante, en algemeen voorkomende soort in de Voordelta. Ze wordt in alle stations minstens één maal teruggevonden. Ze is uitgesproken dominant, en dit tenminste over twee campagnes, in de stations 1, 26, 32, 45, 46, 55, 65 en 67 (tot 70 %). In de stations 3, 24, 25 en 28 en 39 bedragen haar relatieve abundanties steeds minder dan 1.5 %.



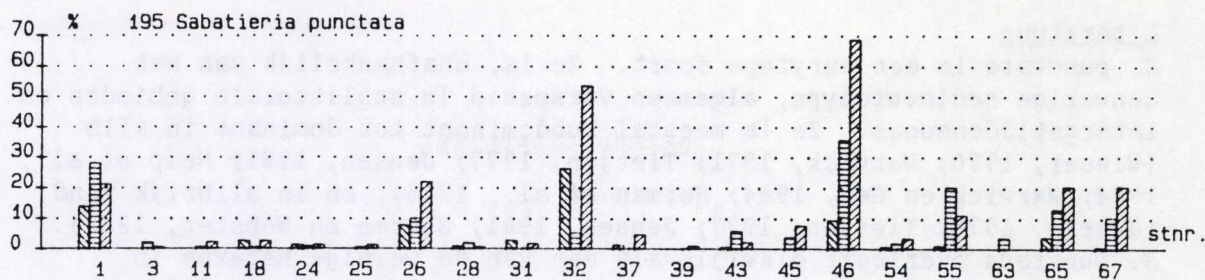


Fig.12.82.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.83.) :

*S. punctata* ontbreekt meestal in de minst slibrijke replica's. De hoogste relatieve abundanties worden gevonden in de meest slibrijke sedimenten. De uitgesproken dominantie (10 - 70 %) van *S. punctata* is karakteristiek voor alle diepe stations (met uitzondering van station 43), terwijl, op uitzondering van station 45, de relatieve abundantie van *S. punctata* op de ondiepe platen steeds minder dan 4 % bedraagt.

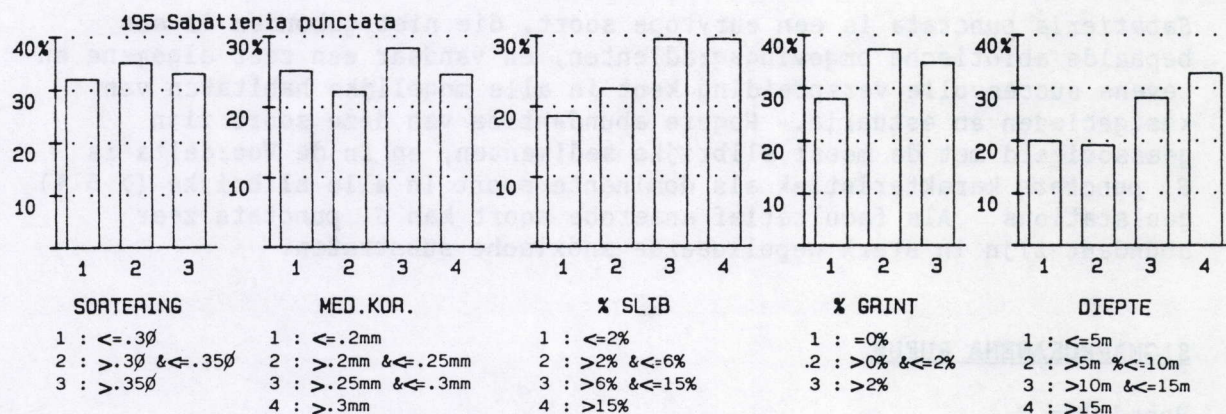


Fig. 12.83.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.70.) :

*S. punctata* is grotendeels verantwoordelijk voor de hogere abundanties van de niet-selectieve detritusetters, terwijl de predatoren/omnivoren in dezelfde stations steeds minder goed vertegenwoordigd zijn. Ze is zowel op kwalitatieve als op kwantitatieve basis met verscheidene soorten significant gecorreleerd.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>S. punctata</i>	<i>M. marinus</i>	0.426	82	0.050	<i>D. tenuispiculum</i>	96.602	54	0.000
	<i>O. rectangula</i>	0.500	85	0.000	<i>D. xyaliforme</i>	95.072	54	0.000
	<i>P. thaumasius</i>	0.428	84	0.050	<i>M. diplochma</i>	53.887	27	0.005
	<i>V. franzi</i>	0.460	89	0.000	<i>M. conothelis</i>	72.430	45	0.010
					<i>P. macramphis</i>	63.830	36	0.005
					<i>S. parasitifera</i>	107.440	45	0.000

Tabel 12.70.: zie legende Tabel 12.3., p.276.



## Literatuur

*S. punctata* is een eurytope soort. Ze is, onafhankelijk van het aanwezige sedimenttype, algemeen verspreid in sublittorale gebieden en intergetijdenzones. Ze is meestal subdominant tot dominant in slib (Wieser, 1960; Warwick, 1971; Tietjen, 1977; Jensen, 1981; Heip et al., 1984; Warwick en Gee, 1984; Herman et al., 1985); en in slibrijk zand (Juario, 1975; Tietjen, 1977; Jensen, 1981, Sharma en Webster, 1983). *S. punctata* overleeft dikwijls als één van de weinige Metazoa in zuurstofarme milieus. Vandaar dat ze ook regelmatig in de diepere sedimentslagen wordt aangetroffen (Jensen, 1981; 1983; 1984; Bouwman, 1983). Haar lage respiratie-ratio (Warwick en Price, 1979) is een mogelijke aanpassing om zuurstofarme periodes te overleven (Jensen, 1981). Tenslotte moet nog vermeld worden dat *S. punctata* zeer resistent is voor vervuiling. Het is één van de weinige overlevende soorten bij subcatastrofale verstoring van mariene en estuariene sedimenten (Moore et al, 1987; Heip et al., 1984). Het is een soort die moeilijk in cultuur kan gehouden worden. Op basis van grootte-distributies werd afgeleid dat deze soort waarschijnlijk één tot twee generaties per jaar vertoont (Vincx, in druk).

## Besluit

*Sabatieria punctata* is een eurytope soort, die niet gebonden is aan bepaalde abiotische omgevingsgradienten, en vandaar een zeer algemene en tevens succesvolle verspreiding kent in alle mogelijke habitaten van kustgebieden en estuaria. Hogere abundanties van deze soort zijn geassocieerd met de meest slibrijke sedimenten, en in de Voordelta is *S. punctata* karakteristiek als dominante soort in alle slibrijke (> 5 %) geulstations. Als facultatief anaerobe soort kan *S. punctata* zeer abundant zijn in sterk gepollueerde anoxische substraten.

## SIGMAPHORANEMA RUFUM

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.84.) :

*Sigmaphoranema rufum* is tijdens het najaar '84 zeer abundant (15 - 53 %) in de stations 37, 45 en 65. Tijdens het voorjaar '85 is deze soort volledig verdwenen in station 45, terwijl haar abundantie is toegenomen in station 37 (25 %) en nog slechts 2 % bedraagt in station 65. Tijdens het najaar '85 ontbreekt *S. rufum* in station 45 en 65, en wordt ze met een relatieve abundantie van 3 % teruggevonden in station 37. In station 43 is deze soort tijdens het voorjaar '85 vertegenwoordigd met een relatieve abundantie van 6 % . In de overige stations wordt *S. rufum* slechts sporadisch en meestal met lage abundanties (< 4 %) aangetroffen. In de stations met de hoogste relatieve abundanties wordt deze soort voor 70 % vertegenwoordigd door juvenielen tijdens de eerste campagne, terwijl tijdens het voorjaar de juvenielen 50 % en minder van het totaal aantal individuen uitmaken.

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.85.) :

*S. rufum* wordt niet teruggevonden in de meest fijnzandige sedimenten (Md. < 0.18 mm). De hoogste abundanties worden steeds aangetroffen in medium zand (Md. > 0.25 mm), dat verder gekenmerkt is door een onstabiele sortering (S.D.  $\phi$  > 0.13) of slibfractie (S.D. > 50 % gemiddelde slibfractie). Verder is deze soort, op uitzondering van station 65, uitsluitend aanwezig bij een kleine slibfractie (< 5 %).



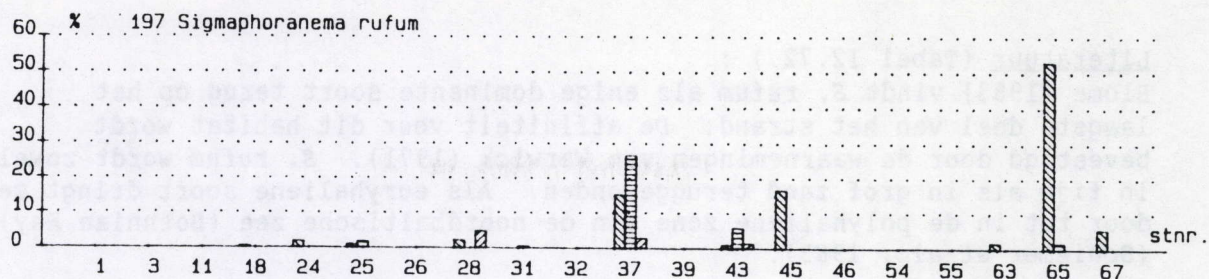


Fig.12.84.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

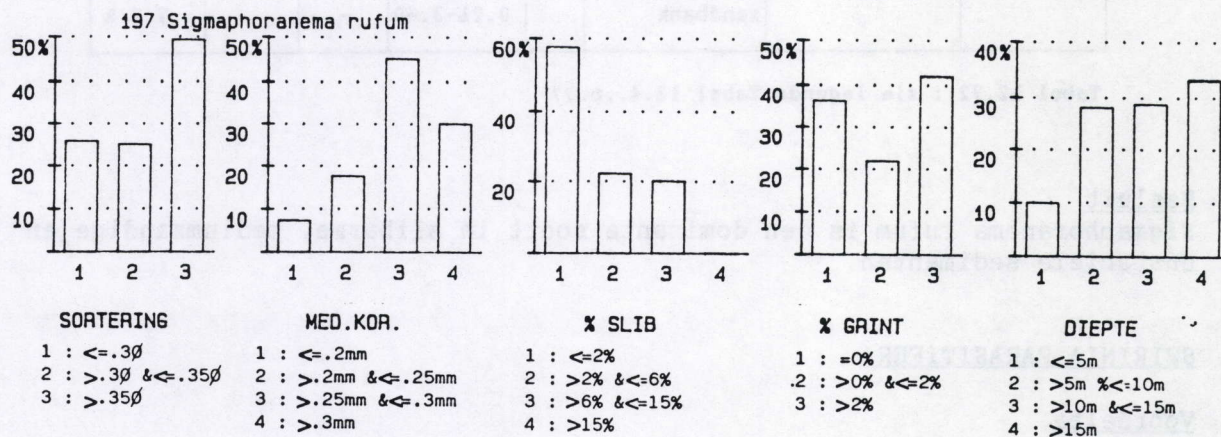


Fig. 12.85.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.71.) :

Als predator/omnivoor is *S. rufum* medeverantwoordelijk voor de hogere abundantie van deze voedingsgroep in bepaalde stations, terwijl de relatieve abundantie van de niet-selectieve detrituseters meestal laag is in deze stations. Hogere relatieve abundanties van deze soort gaan meestal samen met hogere abundanties van *Bathylaimus capacosus*, *Camacolaimus tardus*, *Dichromadora hyalocheile*, *Leptonemella aphanothecae*, *Metoncholaimus scanicus*, *Prochromadorella attenuata* en *Theristus interstitialis*.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	X <sup>2</sup>	df	p
<i>S. rufum</i>					<i>B. capacosus</i>	85.273	48	0.000
					<i>C. tardus</i>	66.875	40	0.005
					<i>D. hyalocheile</i>	167.288	64	0.000
					<i>L. aphanothecae</i>	58.215	32	0.005
					<i>M. scanicus</i>	105.593	48	0.000
					<i>P. attenuata</i>	102.240	40	0.000
					<i>T. interstitial.</i>	64.089	40	0.010

Tabel 12.71.: zie legende Tabel 12.3., p. 276 .



# Literatuur (Tabel 12.72.) :

Blome (1983) vindt *S. rufum* als enige dominante soort terug op het laagste deel van het strand. De affiniteit voor dit habitat wordt bevestigd door de waarnemingen van Warwick (1971). *S. rufum* wordt zowel in fijn als in grof zand teruggevonden. Als euryhalieene soort dringt ze door tot in de polyhalieene zone van de noordbaltische zee (Bothnian Bay) (Schiemer et al., 1983).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Warwick, 1971	Exe est. (Gr.Br)	litt. schelpenbank zandbank		0.28-2.30 0.21-3.60	- -		9.4 % 7.2 %

Tabel 12.72.: zie legende Tabel 12.4., p. 277

## Besluit

*Sigmaphoranema rufum* is een dominante soort in slibarme, mediumzandige en onstabiele sedimenten.

## SPIRINIA PARASITIFERA

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.86.) :

Station 55 is het enige station waar *Spirinia parasitifera* steeds met hogere abundanties aanwezig is (4 - 18 %). Ze is uitsluitend abundant in stations die in de nabijheid van de Oosterschelde- en de Westerscheldegeul gelegen zijn (stations 43, 46, 55, 67). Ze wordt verder sporadisch en met zeer lage abundanties teruggevonden ten noorden van de Oosterscheldemonding (<1 %).

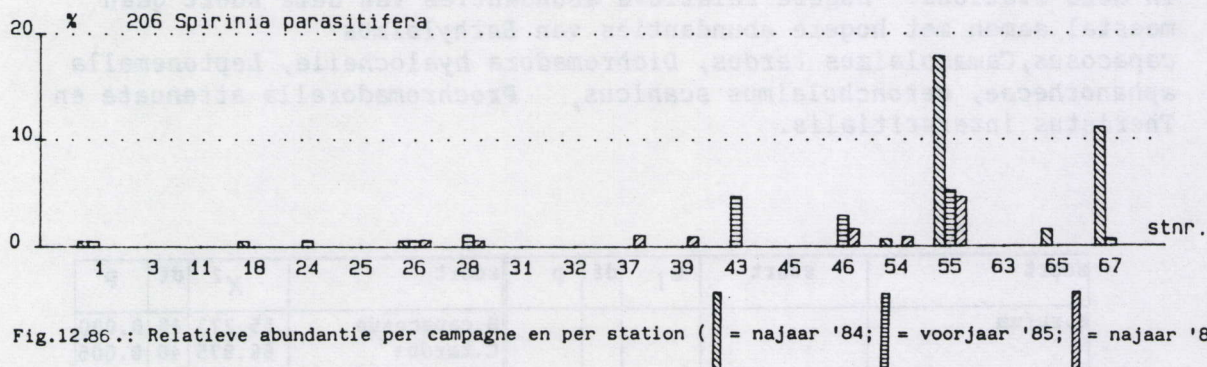


Fig.12.86.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.87.) :

*S. parasitifera* is uitsluitend dominant in dieper gelegen stations (diepte :  $r_s = 0.552$ ,  $n = 25$ ), gekenmerkt door intermediaire slibfracties (gem. 4%), en een matig gesorteerd en onstabiel sediment. De verspreiding van deze soort is echter niet beperkt tot dit habitatstype.



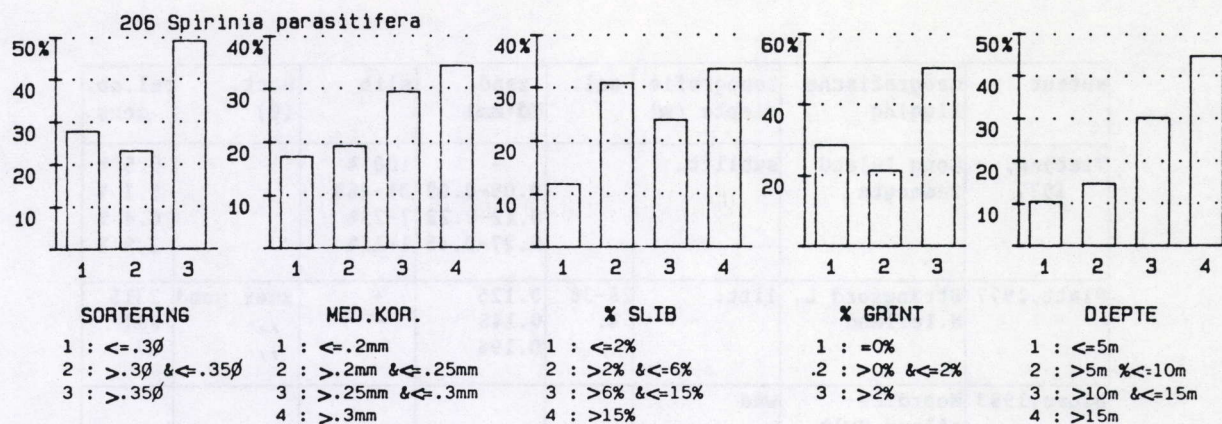


Fig. 12.87.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.73.) :

Hogere relatieve abundanties van *S. parasitifera* gaan meestal samen met hogere abundanties van *D. tenuispiculum*, *Daptonema xyaliforme*, *Dichromadora cucullata*, *Metoncholaimus scanicus*, *Microilaimus conothelis* en *Sabatieria punctata*.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>S. parasitifera</i>					<i>D. tenuispiculum</i>	86.356	30	0.000
					<i>D. xyaliforme</i>	48.642	30	0.025
					<i>D. cucullata</i>	36.573	20	0.025
					<i>M. scanicus</i>	86.645	30	0.000
					<i>M. conothelis</i>	77.980	25	0.000
					<i>M. marinus</i>	68.910	25	0.000
					<i>S. punctata</i>	107.440	45	0.000

Tabel 12.73.: zie legende Tabel 12.3., p.276 ..

#### Literatuur (Tabel 12.74.)

*S. parasitifera* is een dominante soort in slib, slibrijk zand en fijn zand. Ze is zelfs tolerant is voor de meest onstabiele condities hoger op het strand (Platt, 1977). Ze wordt als epiphytische soort aangetroffen op de vasthechtingsorganen van bruinwieren (*Laminaria spec.*) ter hoogte van een geëxposeerde kust in noordoost Engeland (Moore, 1971). *S. parasitifera* wordt ook regelmatig teruggevonden in brakke milieus, zoals op de slibplaten ter hoogte van het monding van de Forth (Moore, 1987), en op 6 tot 9 meter diepte in Loch Etive (Warwick en Gage, 1975). Experimentele studies, waarbij het effect van de *Streblosoma bairdi* (= polychaet) op de nematodenfauna werd bestudeerd, hebben aangetoond dat *S. parasitifera* uitgesproken dominant is op de faecale pellets van de polychaet. Deze pellets zijn gekenmerkt door een grotere bacteriële biomassa en een kleinere predatiedruk van de polychaet, in vergelijking tot de directe omgeving (Warwick et al., 1986a). Maximale abundanties van *S. parasitifera* worden gevonden tijdens de lente en de zomer (Tietjen, 1969). In de intergetijdenzone bevindt 60 % van de individuen zich in de bovenste centimeter, terwijl nog 30 % wordt teruggevonden in de volgende centimeter (Platt, 1977). Volgens Teal en Wieser (1966) is *S. parasitifera* gekenmerkt door een lage respiratieratio.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Tietjen, 1977	Long Island zeeengte	sublitt.		- 0.05-0.09 0.12-0.22 0.27-0.45	100 % 31-46% 7-23% 1-11%		5.5 % 5.1 % 0.4 % 2.9 %
Platt, 1977	Strangford L. N.Ierland	litt.	28-38 ‰	0.125 0.146 0.196	+ - -	zeer goed ,, ,,	2315 607 37
Blome, 1983	Noordzee- eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Warwick, Buchanan, 1970	North- umberland kust (Gr.Br)	sublitt. (54)	marien	0.145	-	goed	0.6 %
Tietjen, 1969	New England estuaria	ondiep 1		0.140 0.220 0.190 0.380	10-30% 0-10% 3-28% 0-3%	slecht ,, ,, ,,	8 % 1.1 % 3.2 % 3.7 %
Hopper, Meyers, 1967	Biscayne bay Florida	ondiep beschut zeegrassen		fijn	slibrijk	slecht (+schel- pen)	11 %

Tabel 12.74.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

Omwille van haar groot resistentievermogen voor hydrodynamische stress, wordt *Spirinia parasitifera* met de hoogste abundanties aangetroffen in de meest onstabiele, en minst gesorteerde sedimenten. Haar relatieve abundanties nemen af, naarmate de sortering beter wordt. In de Voordelta zijn hogere abundanties van deze soort karakteristiek voor de onstabiele sedimenten van de Ooster- en de Westerscheldegeul.

#### THERISTUS INTERSTITIALIS

##### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.88) :

*Theristus interstitialis* is steeds dominant (7 - 18 %) in station 18. Daarnaast is deze soort relatief abundant in station 31 tijdens beide najaarscampagnes (met respectievelijk 4 en 15 %). Ze wordt in dit station niet aangetroffen tijdens het voorjaar. Verder is *T. interstitialis* nog met lage abundanties vertegenwoordigd tijdens de eerste twee campagnes in station 24 en 25. Tenslotte wordt ze nog met minder dan 2 % teruggevonden in station 45 en 46 tijdens het najaar '84.

\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.89.) :

Het voorkomen van *T. interstitialis* is steeds geassocieerd met slibarm zand (< 5 % slib). Ze wordt uitsluitend aangetroffen in ondiepe stations (diepte :  $r_s = -0.908$ ,  $n = 16$ ). Hogere abundanties van deze soort zijn steeds gecorreleerd met goed gesorteerd, slibarm fijnzand (< 0.20 mm), maar haar voorkomen is niet karakteristiek voor dergelijk sedimenttype.



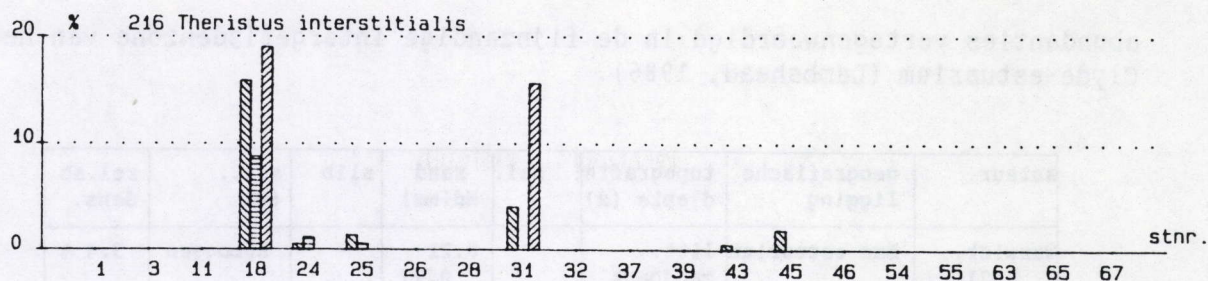


Fig.12.88.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( = najaar '84; = voorjaar '85; = najaar '85).

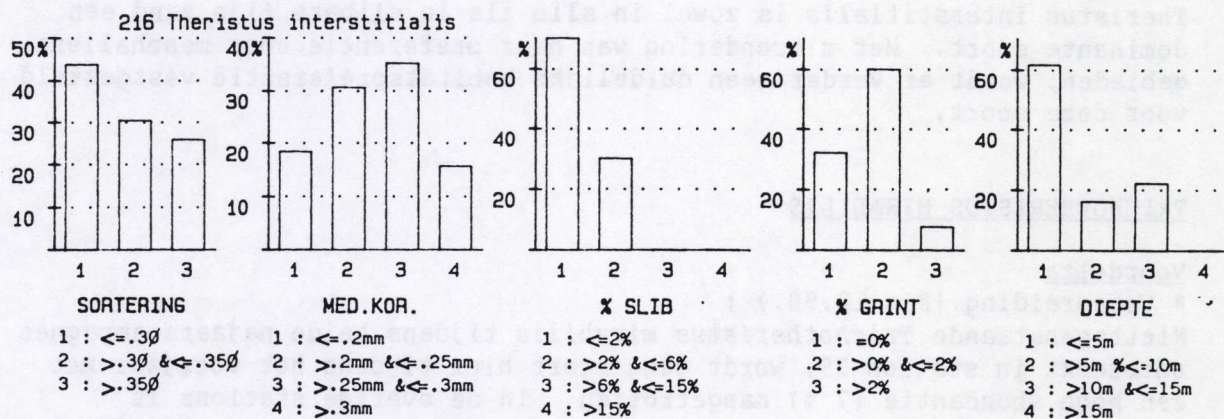


Fig. 12.89.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.75.) :

*T. interstitialis* is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met verscheidene soorten.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<b>T.interstitialis</b>					<b>B.capacosus</b>	73.621	30	0.000
					<b>D.stylosum</b>	73.521	45	0.005
					<b>D.cucullata</b>	44.730	20	0.005
					<b>E.propinquus</b>	68.034	30	0.000
					<b>G.longicaudatus</b>	55.304	25	0.000
					<b>M.acinaces</b>	53.530	25	0.000
					<b>M.marinus</b>	47.470	25	0.005
					<b>M.ostracion</b>	96.870	25	0.000
					<b>O.perfectus</b>	46.460	30	0.050
					<b>P.pentodon</b>	55.156	30	0.010
					<b>R.lyngei</b>	119.150	25	0.000
					<b>S.rufum</b>	64.089	40	0.010
					<b>X.striata</b>	67.580	25	0.000

Tabel 12.75.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.76.)

*T. interstitialis* wordt nog teruggevonden ter hoogte van een goed gesorteerde, fijnzandige zandbank in het Exe-estuarium (Warwick, 1971). Ze is subdominant (8%) in een sterk vervuilde slibplaat van het Hunterestuarium (Australie; Hodda en Nicholas, 1986). Ze is met lage



abundanties vertegenwoordigd in de fijnzandige intergetijdenzone van het Clyde-estuarium (Lamshead, 1986).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md (mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Warwick, 1971	Exe estuarium	litt. zandbank		0.21-0.27	-	homogeen	3.4 %

Tabel 12.76.: zie legende Tabel 12.4., p.277

### Besluit

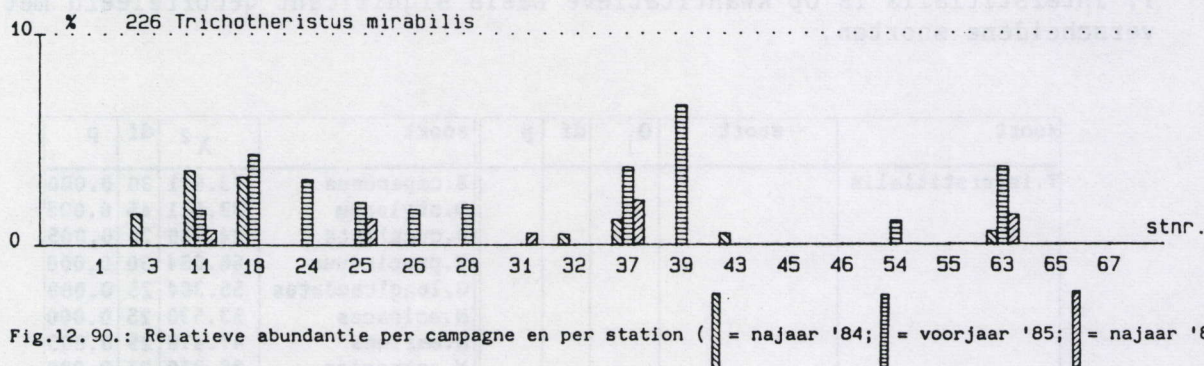
*Theristus interstitialis* is zowel in slib als in slibarm fijn zand een dominante soort. Met uitzondering van haar preferentie voor mesohaliene gebieden, wordt er verder geen duidelijke habitatspreferentie vastgesteld voor deze soort.

### TRICHOTHERISTUS MIRABILIS

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.90.) :

Niettegenstaande *Trichotheristus mirabilis* tijdens beide najaarscampagnes ontbreekt in station 39, wordt deze soort hier tijdens het voorjaar met een hoge abundantie (7 %) aangetroffen. In de overige stations is *T. mirabilis* steeds met lagere abundanties (< 5 %) vertegenwoordigd. Ze wordt tijdens de drie campagnes teruggevonden in de stations 11, 37 en 63, terwijl ze in acht stations slechts eenmalig aanwezig is.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.91.) :

*T. mirabilis* wordt nooit teruggevonden bij een grote slibfractie (> 5 %). Noch de mediane korrel, noch de sortering zijn verder limiterend voor haar verspreiding. Als gevolg van haar onregelmatig voorkomen per station, is *T. mirabilis* echter geen karakteristieke soort voor slibarme habitats.

\* Biotisch correlaties (Tabel 12.2. en 12.77.) :

*T. mirabilis* is significant gecorreleerd met de meest diverse gemeenschappen. Ze is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met verscheidene soorten (Tabel 12.77.).



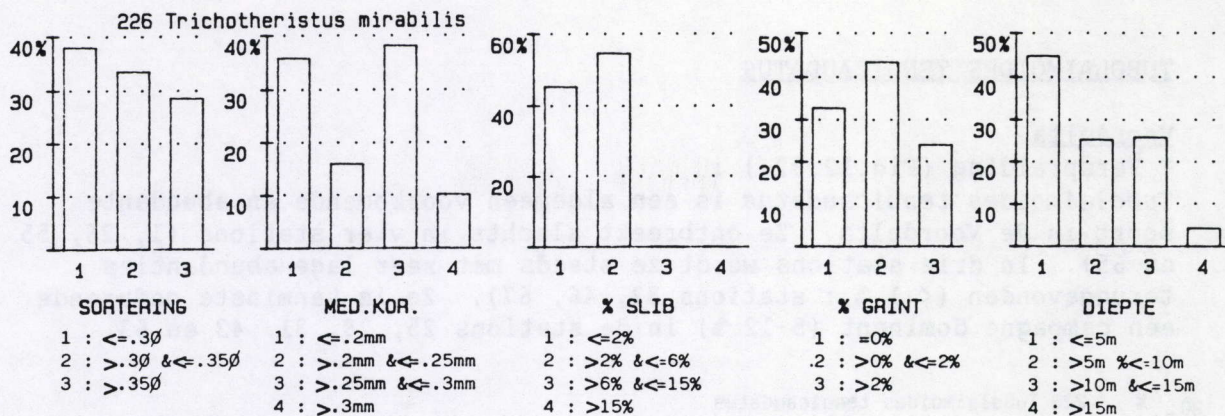


Fig. 12.91.: Zie legende figuur 12.3.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>T.mirabilis</i>					<i>C.parahonestus</i>	31.967	20	0.050
					<i>C.salicaniensis</i>	16.350	8	0.050
					<i>D.kornoeense</i>	38.865	18	0.005
					<i>D.stylosum</i>	67.304	36	0.005
					<i>D.albaensis</i>	57.796	16	0.000
					<i>E.spiculohamatus</i>	81.974	28	0.000
					<i>M.aduncus</i>	53.047	24	0.000
					<i>N.munita</i>	37.730	16	0.005
					<i>R.lyngei</i>	39.108	20	0.010

Tabel 12.77.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.78.)

*T. mirabilis* is relatief abundant in slibarm, fijn en medium zand. Ze is dominant in een grintrijke, mediumzandige zandbank voor de Belgische kust. Het is een frekwent voorkomende en subdominante soort in de slibarme en fijnzandige intergetijdenzone van het Clyde-estuarium (Lamshead, 1986).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. ( $\phi$ )	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	0.2 %
Willems et al, 1982a	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marien	fijn medium	$< 1\%$ $< 1.6\%$	0 % grint 2-7 % ,,	+ 4.9 %
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr)	sublitt. (19)	marien	zeer fijn	-	goed	0.7 %

Tabel 12.78.: zie legende Tabel 12.4.

#### Besluit

De verspreiding van *Trichotheristus mirabilis* is beperkt tot slibarme sedimenten. Door haar onregelmatig voorkomen in de tijd is het echter geen karakteristieke soort voor dergelijk sedimenttypes.

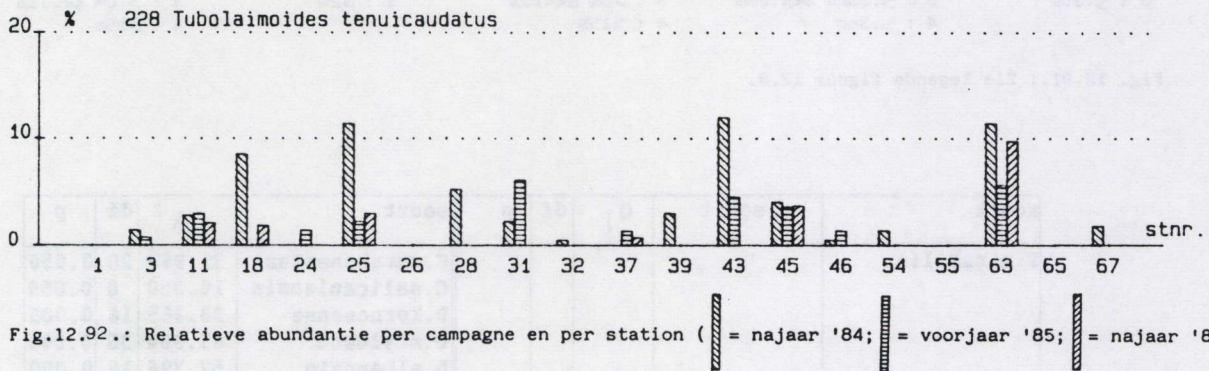


## TUBOLAIMOIDES TENUICAUDATUS

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.92.) :

*Tubolaimoides tenuicaudatus* is een algemeen voorkomende en abundante soort in de Voordelta. Ze ontbreekt slechts in vier stations (1, 26, 55 en 65). In drie stations wordt ze steeds met zeer lage abundanties teruggevonden (< 1 % : stations 32, 46, 67). Ze is tenminste gedurende één campagne dominant (5-12 %) in de stations 25, 28, 31, 43 en 63.



#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.93.) :

De verspreiding van *T. tenuicaudatus* beperkt zich tot kleine slibfracties (< 7 %). Haar relatieve abundanties zijn, op uitzondering van station 43, lager in de geulen dan op de ondiepe platen, waar haar verspreiding algemeen is.

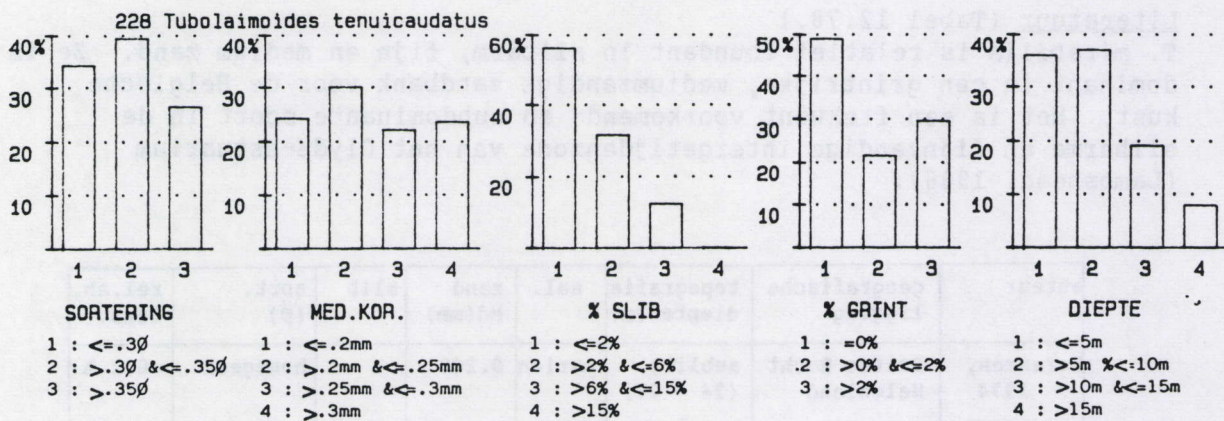


Fig. 12.93.: Zie legende figuur 12.3.

#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.79.) :

*T. tenuicaudatus* wordt significant meer teruggevonden in de meest diverse stations. Deze abundante niet-selectieve detritusetter is verder significant geassocieerd met hogere abundanties van de epistratumeters en de predatoren/omnivoren. *T. tenuicaudatus* is dus ook op trofisch niveau met de meest diverse gemeenschappen gecorreleerd. Ze is zowel op kwantitatieve, als op kwalitatieve basis met verscheidene soorten significant gecorreleerd (Tabel 12.79.).



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	X <sup>2</sup>	df	p
<b>T.tenuicaudatus</b>	<b>C.parahones.</b>	0.461	65	0.050	<b>B.capacosus</b>	47.509	30	0.050
	<b>O.perfectus</b>	0.465	73	0.000	<b>D.albaensis</b>	34.986	20	0.025
	<b>E.propinquus</b>	0.530	66	0.000	<b>L.aphanothecae</b>	65.988	20	0.000
					<b>M.marinus</b>	47.370	25	0.005
					<b>O.perfectus</b>	47.600	30	0.025
					<b>P.pentodon</b>	47.250	30	0.025

Tabel 12.79.: zie legende Tabel 12.3., p.276.

#### Literatuur (Tabel 12.80.)

*T. tenuicaudatus* wordt teruggevonden in slibarm, fijn tot grof zand.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marlen	grof 0.200	+ -	slecht homogeen	+ +
Willems et al, 1982	Noordzee Zuidelijke Bocht	sublitt. zandbank	marlen	fijn	< 1%	0 % grint	2.9 %

Tabel 12.80.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

*Tubolaimoides tenuicaudatus* is een zeer tolerante soort : ze is algemeen verspreid en dominant in de Voordelta. Haar voorkomen is wel gelimiteerd door de grootte van de slibfractie zodat hogere abundanties van deze soort nagenoeg beperkt blijven tot de slibarme platen. Ze wordt slechts tijdelijk, tijdens slibarme perioden, teruggevonden in de geulen.

#### VISCOSIA FRANZII

##### Voordelta

##### \* Verspreiding (Fig.12.94.) :

Op station 3 en station 46 na, wordt *Viscosia franzii* in elk station van de Voordelta minstens één maal aangetroffen. *V. franzii* is steeds aanwezig, waarvan minstens één maal dominant (max. 9 %), in station 11, 18, 24, 25, 26 en 32. Ze is niet ononderbroken, maar wel minstens één maal dominant (max. 8 %), aanwezig in station 28, 37, 39, 43 en 63. *V. franzii* wordt met een hogere frekwentie en hogere relatieve abundanties teruggevonden tijdens beide najaarscampagnes.

##### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.95.) :

Er wordt een lichte affiniteit waargenomen voor fijn zand (Md. < 0.25 mm), gekenerkt door een kleine grintfractie (< 1 %). Er wordt echter geen uitgesproken habitatspreferentie waargenomen. De dominantie van deze soort is wel meer uitgesproken gecorreleerd met de best gesorteerde, grintarme en fijnzandige substraten. Ze wordt niet aangetroffen bij een lagere saliniteit (station 3).



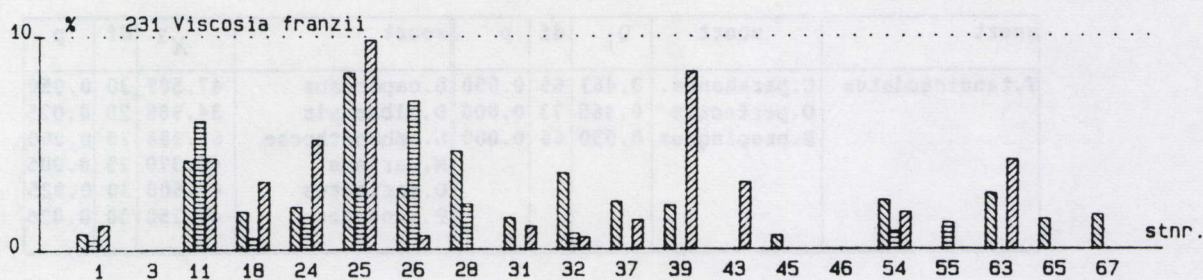


Fig.12.94.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( ▨ = najaar '84; ▩ = voorjaar '85; ▮ = najaar '85).

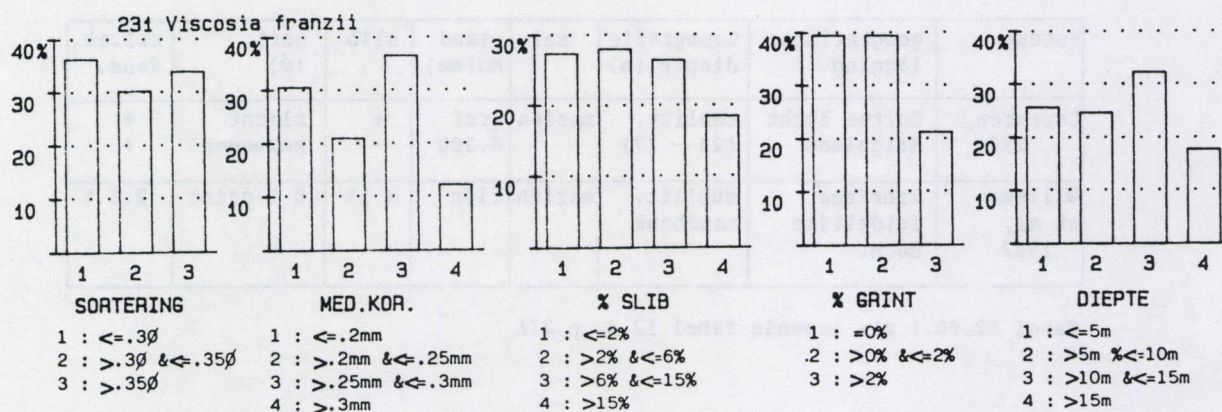


Fig. 12.95.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.81.) :

De relatieve abundantie van *V. franzii* is positief gecorreleerd met de soortenrijkdom van de gemeenschap. Deze soort is met verscheidene soorten op kwantitatieve of kwalitatieve basis significant gecorreleerd.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
V.franzii	D.stylosum	0.547	73	0.000	M.acinaces	34.102	20	0.050
	E.propinquus	0.473	76	0.000	M.conothelis	39.690	20	0.010
	M.ostracion	0.440	68	0.050	M.ostracion	53.472	20	0.000
	O.rectangula	0.520	75	0.000	R.inaequalis	24.440	12	0.025
	O.perfectus	0.512	78	0.000	V.langrunensis	73.030	36	0.000
	P.thaumasius	0.452	73	0.050				
	P.pentodon	0.492	72	0.000				
	S.punctata	0.460	89	0.000				
	V.langrunens	0.633	71	0.000				

Tabel 12.81.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.82.)

*V. franzii* is de meest abundante soort in een intergetijdenplaat ter hoogte van Helgoland (Blome, 1983). Ze wordt zowel littoraal als sublittoraal in de bovenste zuurstofrijke lagen van het sediment teruggevonden (Blome, 1983; Jensen, 1987b). Verder worden temperatuursgebonden verticale bewegingen waargenomen in de intergetijdenzone, waardoor tijdens de maand januari nog slechts 25 % van



de individuen in de bovenste 5 cm wordt aangetroffen. Maximale abundanties worden gevonden in oktober en januari; het maximaal aantal juvenielen wordt gevonden tijdens de winter.

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Boucher, 1981	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	fijn	-	goed	0.4 - 5.5 %
Blome, 1983	Noordzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Boucher, 1980b	Baie de Morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	zeer fijn	-	goed	3.2 %

Tabel 12.82.: zie legende Tabel 12.4., p. 277

### Besluit

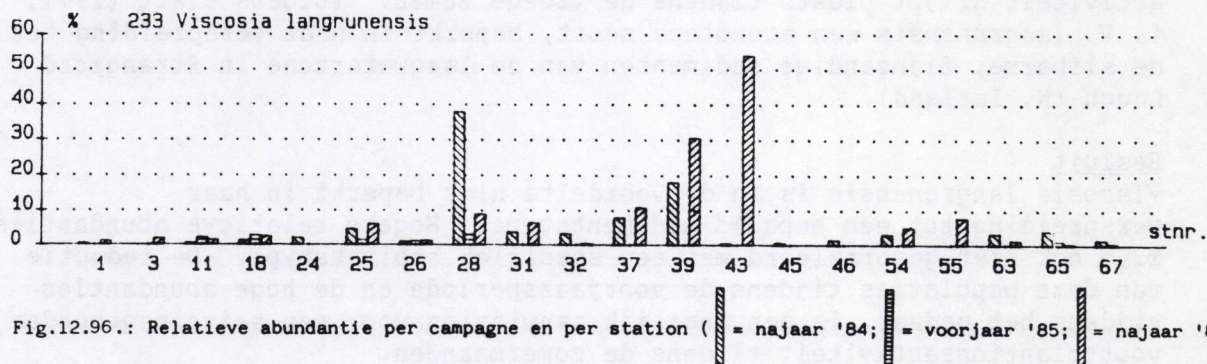
*Viscosia franzii* is een zeer algemeen verspreide soort in het euhalien gedeelte van de Voordelta. Ze wordt met hogere abundanties teruggevonden in de best gesorteerde, grintarme en fijnzandige sedimenten.

### VISCOSIA LANGRUNENSIS

#### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.96.) :

*Viscosia langrunensis* is algemeen verspreid (20 stations) en dikwijls zeer dominant (tot 55 %) in de Voordelta. De hoogste relatieve abundanties worden gevonden tijdens beide (of één van beide) najaarscampagnes in de stations 28, 37, 39 en 43. Met uitzondering van station 28, ontbreekt *V. langrunensis* in deze stations tijdens het voorjaar. Het voorkomen en de dominantie van *V. langrunensis* is dus duidelijk seizoensgebonden. De laagste abundanties zijn aanwezig in de stations 1, 3, 24, 45, 46 en 67.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.97.) :

*V. langrunensis* wordt minder frekwent teruggevonden in de minder goed gesorteerde sedimenten. Haar voorkomen of dominantie is echter niet beperkt tot een bepaalde range van abiotische kenmerken.



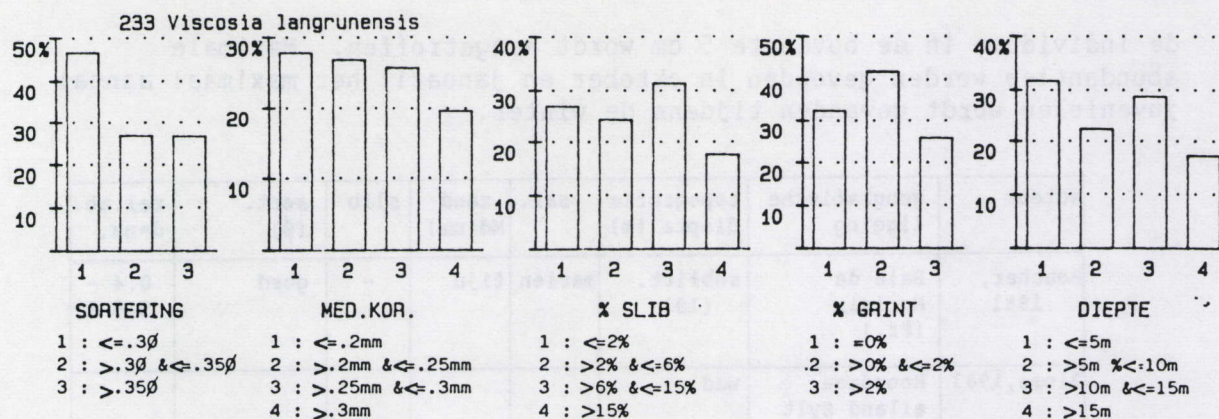


Fig. 12.97.: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.83.) :

*V. langrunensis* is verantwoordelijk voor de dominantie van de predatoren/omnivoren in bepaalde stations (2B :  $r_s = 0.709$ ,  $n = 58$ ). Ze is met verscheidene soorten significant gecorreleerd op kwalitatieve en/of op kwantitatieve basis.

soort	soort	$Q_j$	df	p	soort	$\chi^2$	df	p
<i>V. langrunensis</i>	<i>B. capacosus</i>	0.460	63	0.050	<i>B. capacosus</i>	76.362	54	0.025
	<i>D. stylosum</i>	0.506	75	0.000	<i>D. hyalocheile</i>	181.003	72	0.000
	<i>E. spiculoha.</i>	0.493	75	0.000	<i>E. propinquus</i>	88.395	54	0.005
	<i>M. ostracion</i>	0.440	68	0.050	<i>M. ostracion</i>	77.581	45	0.005
	<i>O. rectangula</i>	0.540	74	0.000	<i>O. perfectus</i>	111.010	54	0.000
	<i>O. perfectus</i>	0.475	80	0.000	<i>V. franzii</i>	73.030	36	0.000
	<i>P. pentodon</i>	0.452	73	0.050	<i>X. striata</i>	78.530	45	0.005
	<i>V. franzii</i>	0.663	71	0.000				

Tabel 12.83.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

#### Literatuur (Tabel 12.84.)

Blome (1983) vindt *V. langrunensis* terug over de ganse intergetijdenzone van het Noordzee-eiland Sylt. Deze soort wordt meestal aangetroffen in de zuurstofrijke lagen van het sediment. De maximale voortplantingsactiviteit grijpt plaats tijdens de vroege zomer. Volgens Platt (1977) is *V. langrunensis* een stenotopie soort, beperkt in haar verspreiding tot de slibarme, fijnzandige sedimenten van de laagwaterzone in Strangford Lough (N. Ierland).

#### Besluit

*Viscosia langrunensis* is in de Voordelta niet beperkt in haar verspreiding tot een bepaald sedimenttype. Hogere relatieve abundanties zijn ook niet gecorreleerd met een specifiek habitattype. De reductie van deze populaties tijdens de voorjaarsperiode en de hoge abundanties tijdens het najaar, is een mogelijk aanwijzing voor een seizoensgebonden voortplantingsactiviteit tijdens de zomermaanden.



auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Platt, 1977	Strangford L. N.Ierland	litt.	28-38 ‰	0.146 0.196	+ -	zeer goed ,,	1 49
Blome, 1983	Noordzee-eiland, Sylt Duitse Bocht	wad					

Tabel 12.84.: zie legende Tabel 12.4., p.277

## VISCOSIA VISCOSA

### Voordelta

#### \* Verspreiding (Fig.12.98.) :

*Viscosia viscosa* is slechts in station 3 tijdens de drie campagnes dominant (steeds 10 %) aanwezig. Hogere abundanties van deze soort (2 - 4 %) worden nog aangetroffen in de stations 37, 39, 43, 54 en 63. In de overige stations verschijnt deze soort slechts sporadisch en met lage abundanties.

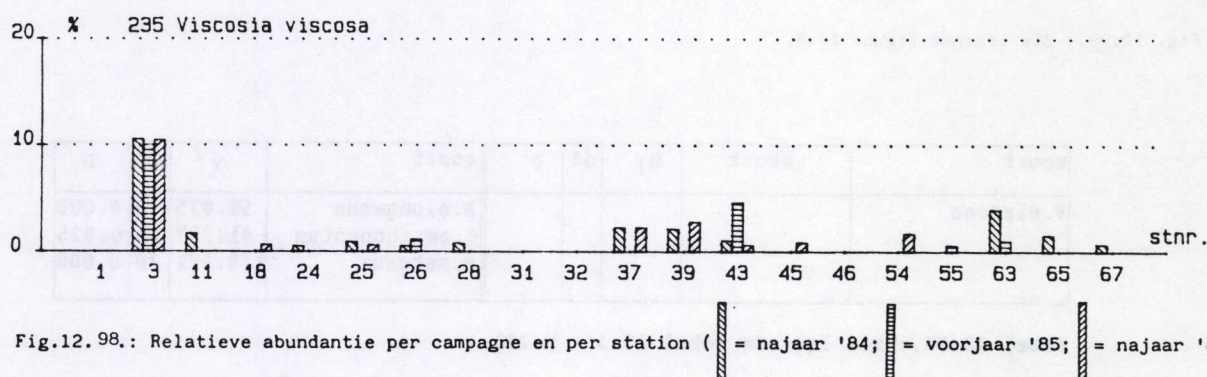


Fig.12.98.: Relatieve abundantie per campagne en per station ( ▨ = naajaar '84; □ = voorjaar '85; ▤ = naajaar '85).

#### \* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.99.) :

Het voorkomen van *V. viscosa* is beperkt tot stations met een kleine slibfractie (< 5 %). Haar verspreiding is echter niet algemeen in dit sedimentstype. Er worden slechts hogere abundanties gevonden bij gereduceerde saliniteiten.

#### \* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.85.) :

*V. viscosa* wordt significant meer aangetroffen in de meest soortenrijke stations gevonden. Als predator/omnivoor gaat haar voorkomen meestal samen met hogere abundanties van deze voedingsgroep, en met lagere abundanties van de niet-selectieve detritusetters. *V. viscosa* is op kwantitatieve basis significant gecorreleerd met *Ascolaimus elongatus*, *Calomicrolaimus parahonestus* en *Hypodontolaimus setosus*.

### Literatuur (Tabel 12.86.)

Warwick (1971) stelt dat de verspreiding van *V. viscosa* niet gecorreleerd is met de samenstelling van het sediment. Ze wordt teruggevonden in een sedimentstype, dat varieert van zuiver zand tot zuiver slib. Wel wordt deze soort frekwent aangetroffen bij gereduceerde saliniteiten (tot in de



oligohaliene zone; Skoolmun en Gerlach, 1971; Brenning, 1973; Warwick en Gage, 1975; Bouwman, 1983). Aan de hand van grootte-distributies kwamen Skoolmun en Gerlach (1971) tot de vaststelling dat *V. viscosa* ongeveer twee generaties per jaar vertoont.

### Besluit

*Viscosia viscosa* is een eurytope en euryhaliene soort. In de Voordelta vertoont deze soort een affiniteit voor de slibarme substraten, en is ze uitsluitend dominant bij gereduceerde saliniteiten.

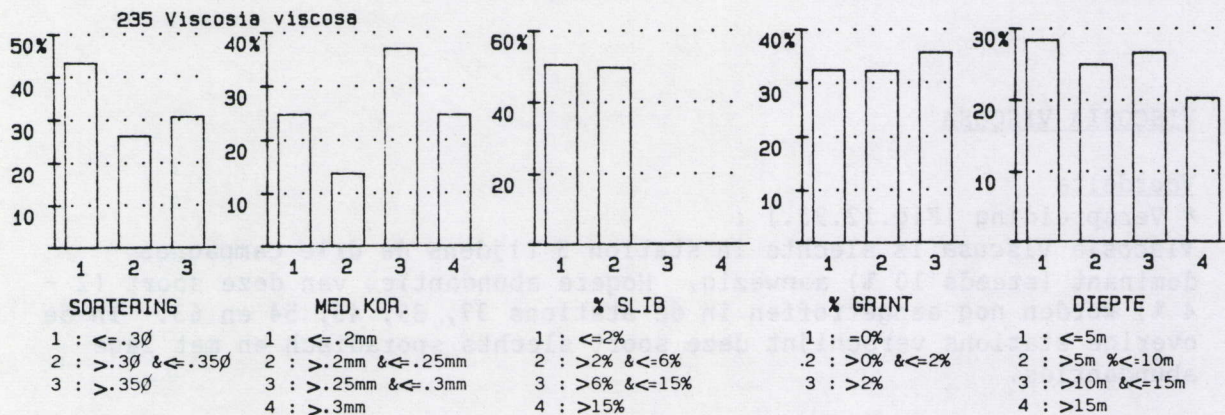


Fig. 12.99.: Zie legende figuur 12.3.

soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
V.viscosa					A.elongatus	59.875	30	0.000
					C.parahonestus	41.297	25	0.025
					H.setosus	128.871	30	0.000

Tabel 12.85.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Platt,1977	Strangford L. N.Ierland	litt.	28-38 ‰	0.125	+	zeer goed	75
				0.146	-	"	155
				0.196	-	"	20
Blome,1983	Noorzee-eiland Sylt Duitse Bocht	wad					
Bouwman, 1983	Waddenzee overgangszone Dollart est.	sublitt.	28‰	0.125	-	0.08	3%
			23‰	0.095-0.12	-	0.75	5.8%
			17‰	0.065-0.13	-	0.73	1.9%
Warwick, 1971	Exe est. (Gr.Br)	litt. zandbank		0.33-0.38			0.8%
				<0.063	100%		5.6%
				0.16-0.21			15.7%
				<0.063	100%		8.8%

Tabel 12.86.: zie legende Tabel 12.4.,p.277

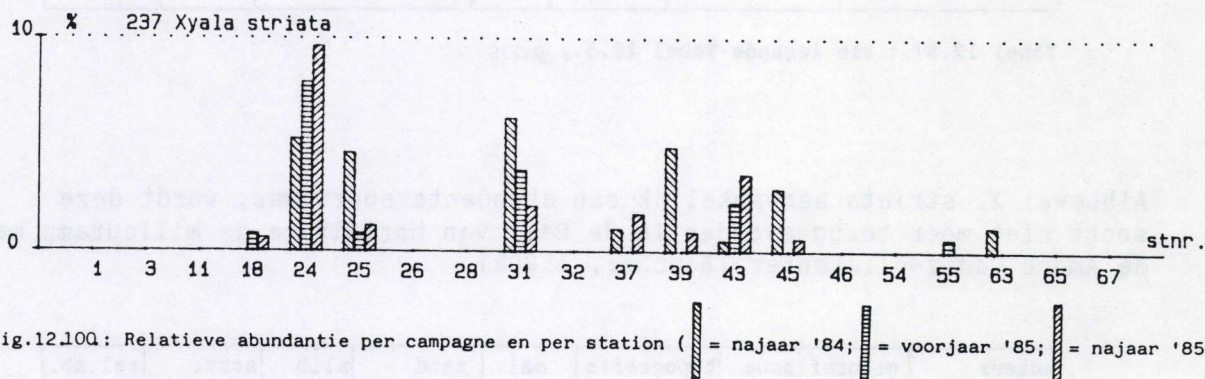


## XYALA STRIATA

### Voordelta

\* Verspreiding (Fig.12.100.) :

De verspreiding van *Xyala striata* is relatief stabiel in de tijd. Ze wordt slechts in twee stations eenmalig aangetroffen. In de stations 24, 25, 31 en 43 is ze ononderbroken en minstens één maal dominant aanwezig. In station 45 is *X. striata* dominant tijdens beide najaarsperioden.



\* Abiotische habitatspreferentie (Fig.12.101.) :

*X. striata* wordt niet aangetroffen in de meest slibrijke (> 5 %) en fijnzandige sedimenten (Md. < 0.19 mm). Haar voorkomen is verder, op station 43 na, beperkt tot de ondiepe platen.

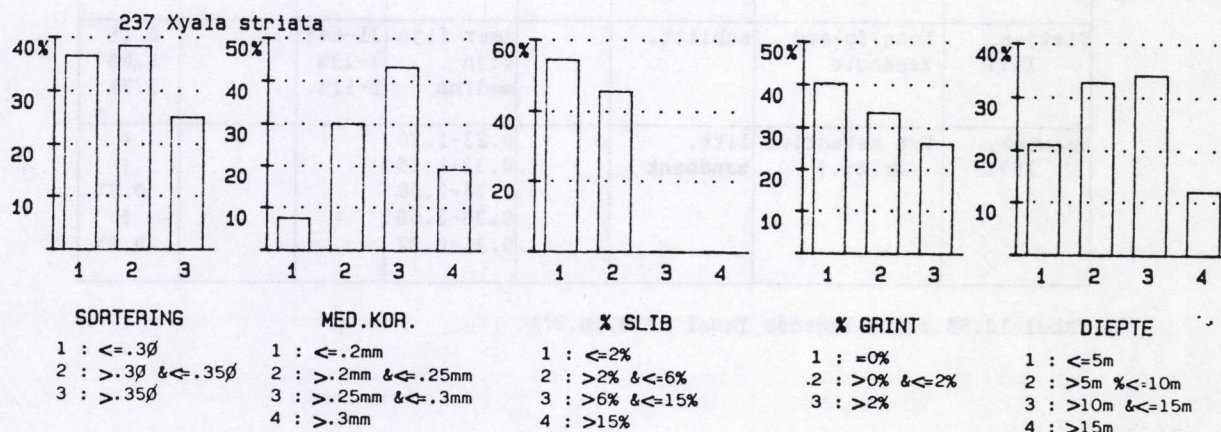


Fig. 12.101: Zie legende figuur 12.3.

\* Biotische correlaties (Tabel 12.2. en 12.87.) :

*X. striata* is hoog significant gecorreleerd met de meest diverse gemeenschappen. Niettegenstaande zelf een niet-selectieve detritusetter wordt ze significant meer gevonden samen met hogere abundanties van de predatoren/omnivoren en lager abundanties van de niet-selectieve detrituseters. Haar verspreiding maar ook haar relatieve abundanties zijn significant gecorreleerd met die van verscheidene soorten.

### Literatuur (Tabel 12.88.)

Uit literatuurgegevens blijkt dat de verspreiding van *X. striata* niet beperkt is tot een bepaald substraattype. *X. striata* wordt zowel in slibrijk fijn zand als in slibarm grof zand aangetroffen. Tietjen (1977) vindt voor deze soort een affiniteit voor slibarm, fijn tot medium zand.



soort	soort	Q <sub>j</sub>	df	p	soort	χ <sup>2</sup>	df	p
X.striata	D.albaensis	0.550	40	0.000	C.salicaniensis	24.735	10	0.010
	G.longicaud.	0.520	48	0.000	D.albaensis	78.635	20	0.000
	L.aphanothe.	0.475	40	0.050	D.cucullata	45.206	20	0.005
					D.hyalocelle	66.473	40	0.010
					G.longicaudatus	60.120	25	0.000
					M.aduncus	74.506	30	0.000
					M.marinus	109.790	25	0.000
					M.ostracion	47.266	25	0.005
					T.interstitialis	67.580	25	0.000
					V.langrunensis	78.530	45	0.005

Tabel 12.87.: zie legende Tabel 12.3., p.276 .

Alhoewel X. striata aanvankelijk een abundante soort was, wordt deze soort niet meer teruggevonden in de Baai van Morlaix na de milieuramp met de Amoco Cadiz-olietanker (Boucher, 1980a).

auteur	geografische ligging	topografie diepte (m)	sal.	zand Md(mm)	slib	sort. (φ)	rel.ab. dens.
Boucher, 1981	Baie de morlaix (Fr.)	sublitt. (19)	marien	fijn	-	goed	0 - 1.92 %
Lorenzen, 1974	Duitse Bocht Helgoland	sublitt. (24 - 27)	marien	0.200	-	homogeen	0.5 %
Tietjen, 1977	Long Island zeeengte	sublitt.		zeer fijn fijn medium	31-64% 7-23% 1-11%		0.2% 1.8% 2.7%
Warwick, 1971	Exe estuarium (Gr.Br.)	litt. zandbank		0.23-1.20 0.33-1.15 0.28-2.30 0.26-3.60 0.21-0.27			+ + 0.9% + 0.8%

Tabel 12.88.: zie legende Tabel 12.4., p.277

#### Besluit

Alhoewel Xyala striata met hogere abundanties en frekwenter wordt aangetroffen in slibarm fijn zand, is haar verspreiding niet beperkt tot een bepaald sedimentstype.

#### 12.2.2. Indicatorsoorten

In Tabel 12.1. is voor elke soort aangeduid, op basis van welke abiotische factoren significante verschillen bestaan tussen de replica's waar de soort respectievelijk aan- en afwezig is. Voor acht soorten (Odontophora rectangula, Dichromadora cucullata, Theristus



*interstitialis*, *Trichotheristus mirabilis*, *Neochromadora munita*, *Paracanthochus thaumasius*, *Paracyatholaimus pentodon* en *Viscosia viscosa*) worden er voor geen enkele sedimentologische factor significante verschillen gevonden. Op deze acht soorten en *Hypodontolaimus setosus* (waarvan het voorkomen eerder met een bepaalde saliniteit dan wel met een bepaald sedimentstype is geassocieerd) na, zijn voor de overige 41 soorten de gemiddelden ( $\pm$  de standaardfout) van de omgevingsgradiënt, waarover de soort respectievelijk aan- en afwezig is, uitgezet in de figuren 12.102. tot 12.105. Vooral de mediane korrel en de slibfractie zijn voor het merendeel van de soorten (respectievelijk 23 en 21 soorten) significant verschillend. De sortering van het sediment en de grintfractie zijn voor respectievelijk 10 en 13 soorten significant verschillend. Op basis van de diepte alleen worden reeds voor 60 % van de soorten duidelijke preferenties gevonden, maar de interpretatie hiervan kan niet onafhankelijk van andere factoren gezien worden (zie verder).

Fig.12.106. toont (uitgedrukt als een percentage van het totaal aantal replica's binnen een bepaalde klasse) voor de 50 besproken soorten, in hoeverre elke soort alle replica's met een zelfde habitatstructuur heeft gekoloniseerd. De meeste soorten, waarvoor op basis van één van de abiotische factoren, significante verschillen bestaan tussen de replica's waar deze soorten respectievelijk aan- en afwezig zijn, zijn ook in meer dan 50 % van de replica's met een bepaalde habitatstructuur aanwezig. Indien dit niet het geval is dan gaat het meestal om soorten die op basis van meer dan één abiotische factor significante verschillen vertonen.

### 12.3. Discussie

#### 12.3.1. Abiotische habitatspreferenties

De habitatspreferentie, zoals die is beschreven voor de 50 meest abundante soorten van de Voordelta, is niet in overeenstemming met wat gewoonlijk onder deze term wordt begrepen. Klassiek gebruikte methoden om een habitatspreferentie van een soort af te leiden zijn immers gebaseerd op het idee dat de densiteit van een soort, ofwel volgens een unimodale Gause-curve verdeeld is over elke habitatsdimensie, ofwel recht evenredig gecorreleerd is met verschillende omgevingsgradiënten. Enkele frekwent toegepaste technieken zijn :



- bepaling van de niche-breedte van een soort aan de hand van de formule van Levins (1968).

- onafhankelijkheidstesten

- gradientanalysen

(voor meer details wordt verwezen naar Colwell en Futuyma, 1971; Pielou, 1972; Whitaker et al., 1973; Blondel en Bourliere, 1979).

De belangrijkste argumenten waarom in onze studie uitsluitend het voorkomen van een soort is beschouwd, onafhankelijk van het aantal individuen die deze soort vertegenwoordigen, zijn :

- (1) Nematodenpopulaties kunnen gekenmerkt zijn door grote temporele variaties, die niet rechtstreeks kunnen verklaard worden op basis van wijzigingen in de habitatstructuur. Zo is de reproductieperiode, die vooral bij opportunistische soorten gepaard gaat met zeer hoge densiteitspieken, meestal onvoorspelbaar en zeker niet gebonden aan wijzigingen in habitatsdimensies zoals de sedimentsamenstelling. Experimentele studies hebben aangetoond dat vooral de temperatuur, de saliniteit en het voedselaanbod de drie belangrijkste omgevingsfactoren zijn die de reproductieactiviteit van een soort beïnvloeden (zie overzichtsartikel Help et al., 1985). Extrapolaties naar situaties in het veld met als doel de seizoenale variaties te voorspellen, zijn echter niet altijd mogelijk. Er zijn zeer weinig gegevens over seizoensgebonden fluctuaties in nematodenpopulaties (zie literatuurstudie van de 50 soorten). In de Voordelta zijn o.a. *Daptonema kornoeense*, *D. gelana*, *D. proprium*, *D. stylosum*, *D. riemanni*, *Enoploides spiculohamatus*, *Hypodontolaimus setosus*, *Dichromadora hyalocheile*, *Metoncholaimus scanicus*, *Sigmaphoranema rufum* en *Viscosia langrunensis* tijdelijk zeer abundant om vervolgens te verdwijnen of slechts met zeer lage abundanties vertegenwoordigd te zijn. Er wordt slechts uitzonderlijk een significante correlatie gevonden tussen de relatieve abundantie van soorten en één van de abiotische factoren.

- (2) De kans dat de densiteit en de relatieve abundantie van een soort nog afhankelijk is van andere factoren dan de tolerantiegrenzen van die soort voor bepaalde omgevingsgradienten, wordt verondersteld groter te zijn dan de kans dat de aanwezigheid van deze soort wordt verhinderd door deze factoren. Of met ander woorden, indien interspecifieke interacties zoals competitie en predatie belangrijk zijn bij de structurering van nematodengemeenschappen, dan zullen deze interacties eerder de densiteiten dan wel de aanwezigheid van soorten beïnvloeden.



In Tabel 12.89. zijn de bestudeerde soorten geklasseerd op basis van de aard van hun habitatspreferentie. In deze classificatie werd onderscheid gemaakt tussen :

- stenotope soorten, die beperkt zijn in hun verspreiding tot een bepaald habitatstype
- soorten die niet gebonden zijn aan een bepaald habitatstype, maar die wel een uitgesproken affiniteit voor bepaalde gradiënten vertonen

1. Stenotope soorten

- \* slibarm zand
  - D. gelana
  - D. stylosum
  - G. longicaudatus
  - L. aphanothecae
  - T. mirabilis
  - T. interstitialis
  - T. tenuicaudatus
  - E. propinquus
- \* slibarm, medium zand
  - D. albaensis
  - D. hyalocheile
  - S. rufum
  - X. striata
- \* medium zand
  - C. tardus
- \* zeer goed gesorteerd, slibarm, fijn zand
  - M. aduncus
  - M. ostracion
  - B. capacosus
  - R. lyngei
- \* zeer goed gesorteerd, fijn zand
  - D. fistulatum
  - D. kornoeense

2. Soorten met een uitgesproken affiniteit

- \* slibrijk, fijn zand
  - M. diplochma
  - D. proprium
  - P. macramphis
  - C. salicaniensis
- \* matig gesorteerd, grintrijk, medium zand
  - M. scanicus

3. Eurytope soorten met een lichte affiniteit

- \* slibrijk zand
  - O. rectangula
  - D. riemanni
  - R. inaequalis
  - S. punctata
- \* slibrijk fijn zand
  - A. elongatus
  - S. celtica
- \* fijn zand
  - P. longicaudata
  - D. xyaliforme
- \* matig gesorteerd zand
  - P. attenuata
  - A. helgolandicus
  - C. parahonestus
  - M. marinus
  - M. conothelis
  - S. parasitifera
- \* slibarm zand
  - M. acinaces
  - P. thaumasius
  - V. viscosa
  - O. perfectus
- \* zeer goed gesorteerd, grintarm fijn zand
  - V. franzii

4. Eurytope soorten zonder enige affiniteit

- P. pentodon
- V. langrunensis
- E. spiculohamatus

5. Niet-eurytope soorten zonder uitgesproken affiniteit

- D. cucullata
- M. munita

Tabel 12.89.: Habitatspreferentie van de dominante soorten in de Voordelta.



- eurytope soorten die algemeen verspreid zijn, maar toch nog een lichte affiniteit vertonen voor bepaalde abiotische omstandigheden
- eurytope soorten met een algemene verspreiding zonder enige affiniteit
- soorten die niet algemeen zijn, en ook niet gebonden aan bepaalde habitatstypes.

Voor een groot deel van de stenotope soorten is de grootte van de slibfractie een limiterende factor. De verspreiding van deze soorten is steeds beperkt tot een sediment met minder dan 6 % slib. Daarnaast kan ook de sortering van het sediment beperkend zijn voor de verspreiding van een aantal soorten. Deze soorten worden uitsluitend teruggevonden in zeer goed gesorteerde substraten. Slechts uitzonderlijk is een soort stenotoop voor slibrijk, of minder goed gesorteerd zand. Tenslotte zijn er nog een aantal soorten beperkt tot fijn, of tot medium zand.

Daartegenover staat dat het grootste deel van de eurytope soorten wordt gekenmerkt door een affiniteit voor slibrijk zand of minder goed gesorteerde sedimenten. Eurytope soorten of generalisten zijn immers toleranter en vandaar ook beter aangepast aan de onstabiele en stresserende milieu-omstandigheden die vaak, en zeker in de Voordelta, met dergelijke substraatstypes geassocieerd zijn. Hogere slibfracties worden immers dikwijls aangetroffen in de hydrodynamisch meest onstabiele gebieden zoals de monding van de Westerscheldegeul.

De affiniteit van een soort voor een bepaalde dieptezone is indirect. De verspreiding van een soort is eerder gecorreleerd met de slibfractie, mogelijke slibaccumulaties, het chlorofyl a-gehalte of met de stabiliteit van het milieu, welke elk op hun beurt gecorreleerd zijn met de diepte. Bij de interpretatie van de dieptepreferentie van een soort moet met deze factoren rekening worden gehouden. Zo zijn er bijvoorbeeld soorten die steeds met een stabiel milieu zijn geassocieerd, terwijl andere soorten toleranter zijn voor fluctuaties in de samenstelling van het sediment. Daarom wordt de diepte ook niet verder in deze discussie beschouwd.

De meeste soorten met een zelfde habitatspreferentie zijn onderling significant gecorreleerd op basis hun voorkomen en hun relatieve abundanties. Er worden wel minder vaak significante correlaties gevonden tussen soorten op basis van hun voorkomen.



### 12.3.2. Indicatorsoorten

Om voorspellingen te kunnen doen over het voorkomen van een soort in een bepaald sedimentstype is er, naast het bepalen van de habitatspreferentie van de 50 dominante soorten, ook aandacht besteed aan het selecteren van soorten waarvan de aanwezigheid karakteristiek is voor (en die dus algemeen verspreid zijn over) een bepaald omgevingsgradiënt.

In Tabel 12.90. is voor elke soort aangeduid over welk deel van de aanwezige omgevingsgradient in de Voordelta, het voorkomen van deze soorten karakteristiek is. Vele soorten met een min of meer duidelijke habitatspreferentie (zie Tabel 12.89.) zijn tevens algemeen verspreid over hun geprefereerd habitatstype binnen de Voordelta. Uitzonderingen hierop zijn aangeduid in Tabel 12.90.

Wanneer gelijkaardige gemeenschappen worden teruggevonden in gelijkaardige habitaten, dan is hoogst waarschijnlijk het habitat de belangrijkste structurerende factor voor deze gemeenschappen. Indien hierop afwijkingen worden gevonden dan zijn andere factoren dan die gebruikt om het habitat te beschrijven, verantwoordelijk voor de specifieke soorten-samenstelling van de afwijkende stations. In hoofdstuk 7 werd reeds aangetoond dat de respectievelijke twingroepen (gevormd op basis van de soortensamenstelling) van de Voordelta zich grotendeels vanwege de samenstelling van hun sediment onderscheiden. Deze discriminatie is echter niet eenduidig. Aan de hand van de habitatspreferentie van de differentiële soorten van de verschillende twingroepen, kunnen nu binnen elke twingroep de afwijkende stations opgespoord worden en deze afwijkingen eventueel verklaard worden.

In Tabel 12.91. wordt voor elk station de soortensamenstelling, zoals die wordt verwacht op basis van de gemiddelde sedimentsamenstelling van dit station, vergeleken met de differentiële soorten van de twingroep waartoe dit station behoort. Hieruit blijkt dat alleen de gemeenschappen van de stations 11, 43, 54, 46 en 67 beïnvloed worden door andere factoren dan de samenstelling van het sediment (meer dan 50 % van de differentiële soorten is niet voorspeld). De overige stations zijn volgens de gebruikte procedure goed voorspelbaar gebleken.

In station 11 en station 54 zijn, niettegenstaande hier gemiddeld over de drie campagnes een matig gesorteerd en een grintrijk substraat wordt aangetroffen, eerder soorten aanwezig die typisch zijn voor grintarme en zeer goed gesorteerde sedimenten. Deze stations zijn echter slechts



	slib		med.korrel		sortering		grint	
	< 5 %	> 5 %	fijn	medium	zeer goed	goed	< 1 %	> 1 %
			< 0.22 mm	> 0.22 mm	< 0.35 Ø	> 0.35 Ø		
B. capacosus	●		0		●		●	
R. lyngei	●		0		●		●	
E. propinquus	●							
M. ostracion	●		0		0		●	
G. longicaudatus	●			●				
D. stylosum	●						●	
T. tenuicaudatus	●							
S. rufum	●			●				
O. perfectus	●			●				
M. acinaces	●							
P. macramphis		●	●					
D. fistulatum		●	●		0		●	
D. gelana				●				
D. riemanni		●						
S. parasitifera		●						
S. punctata		●						
S. celtica		●				●		
C. salicaniensis		●	●					
R. inaequalis		●						
A. elongatus		●	●					
M. diplochma		●	●					
D. propriu		●	●					
D. kornoeense			●		●		●	
M. aduncus	0		●		●		●	
M. conothelis		●						●
D. xyaliforme			●					
P. longicaudata			●					
V. franzii			●				●	
E. spiculohamatus				●				
D. albaensis	0			●				
X. striata	0			●				
L. aphanothecae	0			●				
C. tardus				●				●
M. scanicus				●		0		●
D. hyalocheile	0			●				●
V. langrunensis					●			
A. helgolandicus						●		
M. marinus						●		
P. attenuata						●		●
D. tenuispiculum						●		
C. parahonestus								●

Tabel 12.90.: Indicatorsoorten voor de verschillende habitatstypes : voor elk soort is aangeduid (●) voor welk deel van de sedimentologische gradienten het voorkomen van deze soort karakteristiek is.  
( 0 duiden soorten aan met een uitgesproken habitats-preferentie zonder echt algemeen verspreid of karakteristiek te zijn over dat habitatstype).

tijdens één van de drie campagnes gekenmerkt door een grintrijk sediment (resp. 6.6 en 10.9 % grint). Tijdens de overige campagnes is het sediment van deze stations steeds zeer goed gesorteerd. Het gaat hier dus waarschijnlijk slechts om kortstondige veranderingen in de samenstelling van het sediment die zich (nog) niet hebben geuit in wijzigingen in de structuur van de respectievelijke nematodengemeenschappen.



In station 43 dat gekenmerkt is door een zeer goed gesorteerd, grintarm sediment worden soorten gevonden die meestal met de minst gesorteerde, slibarme en grintrijke sedimenten gecorreleerd zijn. Dit station dat gelegen is vlak voor de stormvloedkering in de Oosterschelde-monding, wordt verder nog gekenmerkt door zeer hoge stroomsnelheden. Het feit dat in dit station een typische fauna voor slibarme grintrijke mediumzandige sedimenten overleeft, kan verklaard worden door de betere aanpassing van deze soorten aan de hydrodynamische stress die dikwijls in dergelijke grove sedimenttypes heerst (en die ook in station 43 aanwezig is). In een studie over de fysische omgeving van interstitiële organismen (en hun respons op de omgeving) stelde Crenshaw (1980 : in Vogel, 1983) vast dat de belangrijkste factor voor een interstitiële soort de hydrodynamische stress is. Het voorkomen van een soort is eerder aan deze fysische kracht gebonden dan aan de korrelgrootte. Vele interstitiële, meiobenthische organismen vertonen morfologische adaptaties (o.a. ornamentatie, lichaamsgrootte, vasthechtingsorganen) die de kans op uitspoeling uit het sediment verkleinen (Boaden, 1968; Ward, 1975).

In de stations 46 en 67, beide gekenmerkt door grintrijk, slibrijk fijn zand, worden vooral soorten aangetroffen, die typisch zijn voor matig gesorteerd, medium zand. In station 67 is trouwens het aantal differentiële soorten veel kleiner dan verwacht. De sedimentsamenstelling van beide stations is echter niet stabiel. Zo is station 67 niet altijd slibrijk. De aanwezige slibfracties veranderen voortdurend. In station 46 wijzigt de sortering van het sediment over het verloop van de drie campagnes van zeer goed tot matig goed. Om nu de afwijkingen te verklaren tussen de, op basis van de sedimentsamenstelling verwachte, en de aanwezige gemeenschappen, zijn er echter te weinig gegevens beschikbaar over de correlatie van soorten met andere factoren dan de samenstelling van het sediment. Ook is het abiotisch milieu in de Voordelta onvoldoende bestudeerd. Mogelijke verklaringen zijn :

(1) Het voorkomen van soorten is niet alleen afhankelijk van een bepaald gamma van abiotische factoren. De amplitude van de fluctuaties in de fysische en chemische omgeving, of anders gezegd de stabiliteit van het milieu, bepaalt ook in sterke mate de verspreiding van soorten (o.a. Wieser, 1959; Platt, 1977; zie discussie Hoofdstuk 7). Het onstabiel karakter van het habitat van beide stations is een mogelijke oorzaak voor het feit dat de soortensamenstelling niet (uitsluitend) bepaald wordt door de samenstelling van het sediment.



(2) Verschillen in de samenstelling van meiobenthosgemeenschappen zijn dikwijls in verband te brengen met het voedselaanbod, dat onder andere onder invloed van sterke stromingen kan gereduceerd worden (zie discussie Hoofdstuk 7). Zowel station 46 als station 67 zijn gekenmerkt door een laag chlorofyl a-gehalte. In de Westerscheldegeul worden grote stroomsnelheden waargenomen.

(3) Beide stations worden beïnvloed door de aanvoer van vervuild Westerscheldewater. Het inschatten van het effect van vervuiling blijft echter moeilijk aangezien de concentratie van afvalstoffen, zoals zware metalen en organische stoffen, meestal gecorreleerd is met de slibfractie. Om onderscheid te maken tussen het effect van beide factoren (sediment en pollutie) zijn slibrijke controlestations vereist waar het effect van pollutie minimaal is. Ter hoogte van de Zuidelijk Bocht van de Noordzee blijft dit een fundamenteel probleem aangezien gebieden die niet onder invloed staan van één of andere bron van vervuiling eerder zeldzaam zijn. Een mogelijk referentiestation voor de Voordelta is station 26, gelegen in de Grevelingenmonding. Het effect van pollutie wordt hier minimaal geschat, niettegenstaande slibfracties tot 9 % aanwezig zijn. De afwijkende soortensamenstelling van de gemeenschappen in de Ooster- en de Westerscheldegeul in vergelijking tot de Grevelingenmonding kunnen echter ook nog te wijten zijn aan andere factoren dan pollutie, bijvoorbeeld voedselaanbod en hydrodynamiek (zie hoger).

### 12.3.3. Evaluatie

(1) Op de eerste plaats moet gewezen worden op de cirkelredeneringen in de bovenstaande voorstelling. Er worden immers voorspellingen gedaan over die gegevens, op basis waarvan ook de soortensamenstelling van de verwachte gemeenschappen zijn opgesteld. Zoals gesteld wordt door Harvey et al. (1983), is het niet geoorloofd één of andere herordening van de data te gebruiken om een nul-model te reconstrueren. Men is immers nooit zeker in welke mate het effect van de factoren, dat men juist wil opsporen, mee de structuur van de input-dataset hebben bepaald.

Dit effect kan zoveel mogelijk vermeden worden door alle informatie, die over de ecologische verspreiding van deze soorten in andere geografische gebieden beschikbaar is, onderling te vergelijken. De habitatspreferentie, zoals die in deze studie voor de 50 meest abundante



stations 1, 26, 32

verwachte soorten :

*Ascolaimus elongatus*  
*Chromadorella salicaniensis*  
*Daptonema kornoeense*  
*D. fistulatum*  
*D. proprium*  
*D. xyaliforme*  
*Mesacanthion diplochma*  
*Metadesmolaimus aduncus*  
*Paralongicyatholaimus macramphis*  
*Prochromadorella longicaudata*  
*Sabatieria punctata*  
*Spirinia parasitifera*  
*Richtersia inaequalis*  
*Viscosia franzii*  
*V. langrunensis*

differentiele soorten :

*C. salicaniensis* \*  
*D. kornoeense*  
*D. fistulatum* \*  
*D. proprium* \*  
*D. riemanni*  
*Micolaimus acinaces*  
*M. diplochma* \*  
*P. macramphis* \*  
*P. longicaudata* \*  
*V. franzii* \*  
*V. langrunensis* \*

9/11 soorten

stations 11

verwachte soorten :

*Axonolaimus helgolandicus*  
*Calomicrolaimus parahonestus*  
*Daptonema tenuispiculum*  
*D. xyaliforme*  
*Enoplolaimus propinquus*  
*Microlaimus acinaces*  
*M. marinus*  
*M. ostracion*  
*P. macramphis*  
*P. longicaudata*  
*Sigmaphoranema rufum*

differentiele soorten :

*A. helgolandicus* \*  
*Bathylaimus capacosus*  
*D. fistulatum*  
*D. kornoeense*  
*D. stylosum*  
*M. aduncus*  
*M. acinaces* \*  
*M. ostracion* \*  
*Onyx perfectus*  
*Rhynchonema lyngei*  
*Sabatieria celtica*  
*Viscosia franzii*  
3/12 soorten

stations 18, 28, 39, 63

verwachte soorten :

*B. capacosus*  
*D. kornoeense*  
*D. stylosum*  
*D. xyaliforme*  
*Enoplolaimus propinquus*  
*M. aduncus*  
*M. acinaces*  
*M. conothesis*  
*M. ostracion*  
*P. macramphis*  
*P. longicaudata*  
*R. lyngei*  
*Tubolaimoides tenuicaudatus*  
*V. franzii*  
*V. langrunensis*

differentiele soorten :

*A. helgolandicus*  
*Bathylaimus capacosus* \*  
*D. fistulatum*  
*D. kornoeense* \*  
*D. stylosum* \*  
*M. aduncus* \*  
*M. acinaces* \*  
*M. ostracion* \*  
*Onyx perfectus*  
*Rhynchonema lyngei* \*  
*Sabatieria celtica*  
*Viscosia franzii* \*

8/12 soorten

Tabel 12.91.: Soortensamenstelling van de 20 stations van de Voordelta zoals verwacht op basis van gemiddelde sedimenstamenstelling, en differentiële soorten (alleen de 50 dominante soorten uit deze studie zijn beschouwd) van de twinggroepen waartoe deze stations behoren (zie Hoofdstuk 7). (\* zijn differentiële soorten die voorspeld zijn. Voor elk twinggroep is de ratio gegeven van het aantal voorspelde soorten op het aantal differentiële soorten.)



stations 24, 31, 25

verwachte soorten :

B. capacosus  
Dasynemoides albaensis  
D. stylosum  
Enoploides spiculohamatus  
Enoplolaimus propinquus  
Gonionchus longicaudatus  
Leptonemella aphanothecae  
M. acinaces  
M. ostracion  
O. perfectus  
S. rufum  
R. lyngei  
Tubolaimoides tenuicaudatus  
V. langrunensis  
Xyala striata

differentiele soorten :

A. helgolandicus  
Bathylaimus capacosus \*  
D. fistulatum  
D. kornoeense  
D. stylosum \*  
M. aduncus  
M. acinaces \*  
M. ostracion \*  
Onyx perfectus \*  
Rhynchonema lyngei \*  
Sabatieria celtica  
Viscosia franzii

6/12 soorten

stations 37, 45

verwachte soorten :

A. helgolandicus  
C. parahonestus  
C. tardus  
Dichromadora hyalocheile  
D. tenuispiculum  
Dasynemoides albaensis  
E. spiculohamatus  
E. propinquus  
G. longicaudatus  
L. aphanothecae  
M. acinaces  
M. marinus  
M. ostracion  
Metoncholaimus scanicus  
O. perfectus  
P. attenuata  
S. rufum  
T. tenuicaudatus  
X. striata

differentiele soorten :

D. hyalocheile \*  
Daptonema gelana \*  
D. tenuispiculum \*  
E. spiculohamatus \*  
Prochromadorella attenuata \*  
S. rufum \*  
S. punctata

6/7 soorten

station 43

verwachte soorten :

B. capacosus  
D. stylosum  
E. propinquus  
E. spiculohamatus  
E. propinquus  
G. longicaudatus  
L. aphanothecae  
M. acinaces  
M. ostracion  
O. perfectus  
R. lyngei  
S. rufum  
T. tenuicaudatus  
V. langrunensis  
X. striata

differentiele soorten :

Dichromadora hyalocheile  
Daptonema gelana  
D. tenuispiculum  
E. spiculohamatus \*  
Prochromadorella attenuata  
S. rufum \*  
S. punctata

2/7 soorten

Tabel 12.91.: vervolg



station 46

verwachte soorten :

A. elongatus  
A. helgolandicus  
C. parahonestus  
C. salisanienis  
D. proprium  
D. tenuispiculum  
D. xyaliforme  
M. marinus  
M. diplochma  
P. macramphis  
P. attenuata  
P. longicaudata  
S. punctata  
S. celtica  
S. parasitifera  
R. inaequalis

differentiele soorten :

D. albaensis  
C. tardus  
C. parahonestus \*  
D. tenuispiculum \*  
E. spiculohamatus  
E. propinquus  
L. aphanothecae  
M. conothelis  
M. scanicus  
O. perfectus  
P. attenuata \*  
P. longicaudata \*  
S. punctata \*  
S. rufum  
S. parasitifera \*

6/15 soorten

station 54

verwachte soorten :

A. helgolandicus  
C. parahonestus  
C. tardus  
Dichromadora hyalocheile  
D. tenuispiculum  
Dasynemoides albaensis  
E. spiculohamatus  
E. propinquus  
G. longicaudatus  
L. aphanothecae  
M. acinaces  
M. marinus  
M. ostracion  
Metoncholaimus scanicus  
O. perfectus  
P. attenuata  
S. rufum  
T. tenuicaudatus  
X. striata

differentiele soorten :

A. helgolandicus \*  
B. capacosus  
D. stylosum  
D. fistulatum  
D. kornoeense  
M. aduncus  
M. acinaces  
M. ostracion \*  
O. perfectus \*  
R. lyngel  
S. celtica  
V. franzii

3/12 soorten

station 55

verwachte soorten :

A. helgolandicus  
C. tardus  
C. parahonestus  
D. riemanni  
D. tenuispiculum  
D. albaensis  
D. hyalocheile  
E. spiculohamatus  
L. aphanothecae  
M. scanicus  
M. marinus  
P. attenuata  
R. inaequalis  
S. celtica  
S. punctata  
S. parasitifera  
X. striata

differentiele soorten :

C. tardus \*  
C. parahonestus \*  
D. albaensis \*  
D. tenuispiculum \*  
E. spiculohamatus \*  
E. propinquus  
L. aphanothecae \*  
M. conothelis  
M. scanicus \*  
O. perfectus  
P. attenuata  
P. longicaudata  
S. punctata \*  
S. rufum  
S. parasitifera \*

9/15 soorten

Tabel 12.91.: vervolg



station 65

verwachte soorten :

A. helgolandicus  
C. tardus  
C. parahonestus  
D. riemanni  
D. tenuispiculum  
D. albaensis  
D. hyalocheile  
E. spiculohamatus  
L. aphanothecae  
M. scanicus  
M. marinus  
P. attenuata  
R. inaequalis  
S. celtica  
S. punctata  
S. parasitifera  
X. striata

differentiele soorten :

A. elongatus  
D. hyalocheile \*  
D. tenuispiculum \*  
E. spiculohamatus \*  
P. attenuata \*  
S. rufum

4/6 soorten

station 67

verwachte soorten :

A. elongatus  
C. parahonestus  
C. salicaniensis  
D. proprius  
D. riemanni  
D. xyaliforme  
M. diplochma  
P. macramphis  
P. longicaudata  
R. inaequalis  
S. punctata  
S. parasitifera  
V. langrunensis

differentiele soorten :

A. elongatus \*  
D. hyalocheile  
D. tenuispiculum  
E. spiculohamatus  
P. attenuatata  
S. rufum

1/6 soorten

Tabel 12.91.: vervolg

soorten van de Voordelta is afgeleid, is in de meeste gevallen volledig in overeenstemming met de ecologische verspreiding in andere studiegebieden (zie literatuurstudie). Indien andere factoren dan het sediment verantwoordelijk zijn voor de aanwezigheid van een soort, dan kan verwacht worden dat in andere geografische gebieden een verschuiving in het voorkomen van deze soort over bepaalde omgevingsgradienten optreedt.

Het zou echter beter zijn de betrouwbaarheid van de voorspellingen te testen aan de hand aan staalnamepunten in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee, die niet in deze studie zijn beschouwd. Vincx (1986a) bestudeerde de nematodengemeenschappen van de Zuidelijke Bocht, meer bepaald van de Belgische kustzone. In dit studiegebied worden onder andere twee sedimentstypes onderscheiden die ook in de Voordelta (deze studie) worden teruggevonden : enerzijds slibarm, medium zand, met een grintfractie die groter is dan 1 %, en anderzijds slibrijk, matig gesorteerd, fijn zand. In Tabel 12.92. is voor elk van beide



1. Slibarm, grintrijk, medium zand

verwachte soorten :

*Enoplolaimus propinquus*  
*Microilaimus ostracion*  
*Gonionchus longicaudatus*  
*Tubolaimoides tenuicaudatus*  
*Sigmaphoranema rufum*  
*Onyx perfectus*  
*Microilaimus acinaces*  
*Enoploides spiculohamatus*  
*Dasyneoides albaensis*  
*Xyala striata*  
*Leptonemella aphanothecae*  
*Camacolaimus tardus*  
*Metoncholaimus scanicus*  
*Dichromadora hyalocheile*  
*Axonolaimus helgolandicus*  
*Microilaimus marinus*  
*Prochromadorella attenuata*  
*Daptonema tenuispiculum*  
*Calomicrolaimus parahonestus*

differentiele soorten :

*Onyx perfectus* \*  
*Calomicrolaimus parahonestus* \*  
*Paralongicyatholaimus macramphis* \*  
*Viscosia langrunensis*  
*Xyala striata* \*  
*Axonolaimus helgolandicus* \*  
*Daptonema stylosum*  
*Dasyneoides albaensis* \*  
*Gonionchus longicaudatus* \*  
*Leptonemella aphanothecae* \*  
*Microilaimus ostracion* \*  
*Rhynchonema lyngei*  
*Richtersia inaequalis*  
*Viscosia franzi*  
*Daptonema tenuispiculum* \*  
*Microilaimus acinaces* \*

11/16 soorten

2. slibrijk, matig gesorteerd, fijn zand

verwachte soorten :

*Spirinia parasitifera*  
*Sabatieria punctata*  
*Sabatieria celtica*  
*Chromadorella salicaniensis*  
*Richtersia inaequalis*  
*Ascolaimus elongatus*  
*Mesacanthion diplochma*  
*Daptonema proprium*  
*Paralongicyatholaimus macramphis*  
*Daptonema xyaliforme*  
*Prochromadorella longicaudata*  
*Axonolaimus helgolandicus*  
*Microilaimus marinus*  
*Prochromadorella attenuata*  
*Daptonema tenuispiculum*  
*Calomicrolaimus parahonestus*

differentiele soorten :

*Enoploides spiculohamatus*  
*Prochromadorella attenuata* \*  
*Sabatieria celtica* \*  
*Daptonema kornoeense*  
*Mesacanthion diplochma* \*  
*Sabatieria punctata* \*  
*Daptonema tenuispiculum* \*  
*Richtersia inaequalis* \*  
*Axonolaimus helgolandicus* \*  
*Daptonema xyaliforme* \*  
*Metoncholaimus scanicus*

8/11 soorten

Tabel 12.92.: Soortensamenstelling zoals verwacht op basis van de gemiddelde sedimenstamenstelling, en differentiele soorten (alleen de 50 dominante soorten besproken in deze studie zijn beschouwd) van twee twinggroepen uit de studie van het Belgisch kustgebied (Vincx, 1986a), elk met een karakteristieke sedimentsamenstelling.  
 (\* zijn differentiele soorten die voorspeld zijn. Voor elk twinggroep is de ratio gegeven van het aantal voorspelde soorten op het aantal differentiele soorten.)



sedimentstypes weergegeven welke soorten worden verwacht en welke soorten worden aangetroffen. Hieruit blijkt dat de voorspellingen een redelijk goede overeenkomst vertonen met de werkelijkheid. Slechts 30 procent van de aanwezige differentiële soorten werd niet voorspeld.

Niettegenstaande bovenstaande kritiek blijft gelden, hoeft echter het gebruik van deze procedure voor onze gegevens niet volledig verworpen te worden omdat op deze manier afwijkingen van tendenzen (die op basis van de niet-parametrische testen werden vastgesteld) kunnen worden waargenomen.

(2) Door uitsluitend gebruik te maken van de aan- of afwezigheid van dominante soorten kunnen subcatastrofale verstoringen van het milieu die enkel een effect zouden hebben op de relatieve abundantie van soorten, niet worden opgespoord omdat de soortensamenstelling van de gemeenschap daardoor niet verandert. Er kan echter worden verondersteld dat het risico te verdwijnen groter is voor laag abundante soorten. Daarom werden in deze studie niet uitsluitend dominante soorten beschouwd maar ook soorten die steeds met lage abundanties worden teruggevonden. Wanneer bij verstoring dergelijke laag abundante soorten worden vervangen door andere (niet voorspelde) soorten, zal dit onmiddellijk tot uiting komen in de verhouding van het aantal voorspelde soorten tot het aantal niet-voorspelde soorten.

(3) Aansluitend daarop kan worden opgemerkt dat vaak meer soorten worden voorspeld dan dat er effectief worden aangetroffen (vb. de stations 65 en 67 van de Westerscheldegeul). Het is echter zo dat enkel de aanwezigheid van een soort enig voorspellende waarde heeft. Naast competitie, predatie en intolerantie voor de beschouwde omgevingsfactoren, kan de afwezigheid van soorten immers ook nog door andere factoren, waaronder seizoenale en temporele cycli, en tekortkomingen van de staalname als gevolg van patchvorming, worden veroorzaakt.

(4) Er zijn te weinig gegevens beschikbaar over de relatie tussen het voorkomen van soorten en andere factoren dan de sedimentsamenstelling. Gegevens over onder andere het vereiste voedselaanbod van een soort en haar tolerantiegrenzen voor hydrodynamische of chemische verstoring zouden bijdragen tot een meer sluitende interpretatie van onze resultaten. Dergelijke correlaties zijn echter zelden bestudeerd voor



sublittorale gemeenschappen. Onze studie heeft herhaaldelijk de nood aan dergelijk onderzoek aangetoond.

De limiterende factoren die verantwoordelijk zijn voor de verspreidingsgrenzen van een soort kunnen door veldstudies over de verspreiding van soorten volgens het verloop van verschillende omgevingsgradiënten, en door experimenteel onderzoek, bepaald worden. Zo bestudeerde Wieser (1975) de tolerantiegrenzen van een aantal brakwater-soorten in relatie tot ondermeer de temperatuur, het zuurstofgehalte en de saliniteit. In deze context suggereerde Wieser (1975) reeds dat de resultaten van dit soort onderzoek bruikbaar zouden zijn om voorspellingen te doen over faunale verschuivingen, die het gevolg zijn van veranderingen in het habitat, bijvoorbeeld veroorzaakt door pollutie. Zijn studie toonde aan dat de verspreidingsgrenzen van een soort de tolerantiegrenzen voor hoge temperatuur, alkaliene omstandigheden en een lage zuurstofdruk sterk benaderen. Dit leidde tot de voorspelling dat elke verhoging van de temperatuur en de saliniteit, en elke verlaging van de zuurstofdruk de samenstelling van de aanwezige fauna sterk zal veranderen.

Soortgelijke empirische studies die de respons van nematoden in relatie tot verschillende omgevingsfactoren bestuderen zijn echter schaars. De bestaande studies zijn daarenboven meestal beperkt tot enkele soorten, die bovendien meestal typisch zijn voor brakwater. In een aantal experimentele studies werd nagegaan in welke mate anorganische stoffen, zoals zware metalen, toxisch zijn voor verschillende nematoden-soorten (Cantelmo en Rao, 1978; Howell, 1984; Vranken et al., 1985 en Vranken en Heip, 1986b). Schiemer (1983, 1985) bestudeerde de ecofysiologie (voornamelijk groei en reproductie) van twee soorten in relatie tot het voedselaanbod (zie ook discussie Hoofdstuk 7), terwijl Warwick (1981b) soortgelijke experimenten deed in relatie tot de saliniteit. Daarnaast bestaan er nog wel verscheidene veldexperimenten die het effect van onder andere pollutie en voedselaanbod op de meiobenthische gemeenschappen nagaan (zie overzichtsartikel Tietjen, 1980b; Coull en Palmer, 1984). Dergelijke studies beperken zich echter meestal tot densiteiten van taxa en gaan zelden tot op soortniveau.



# 

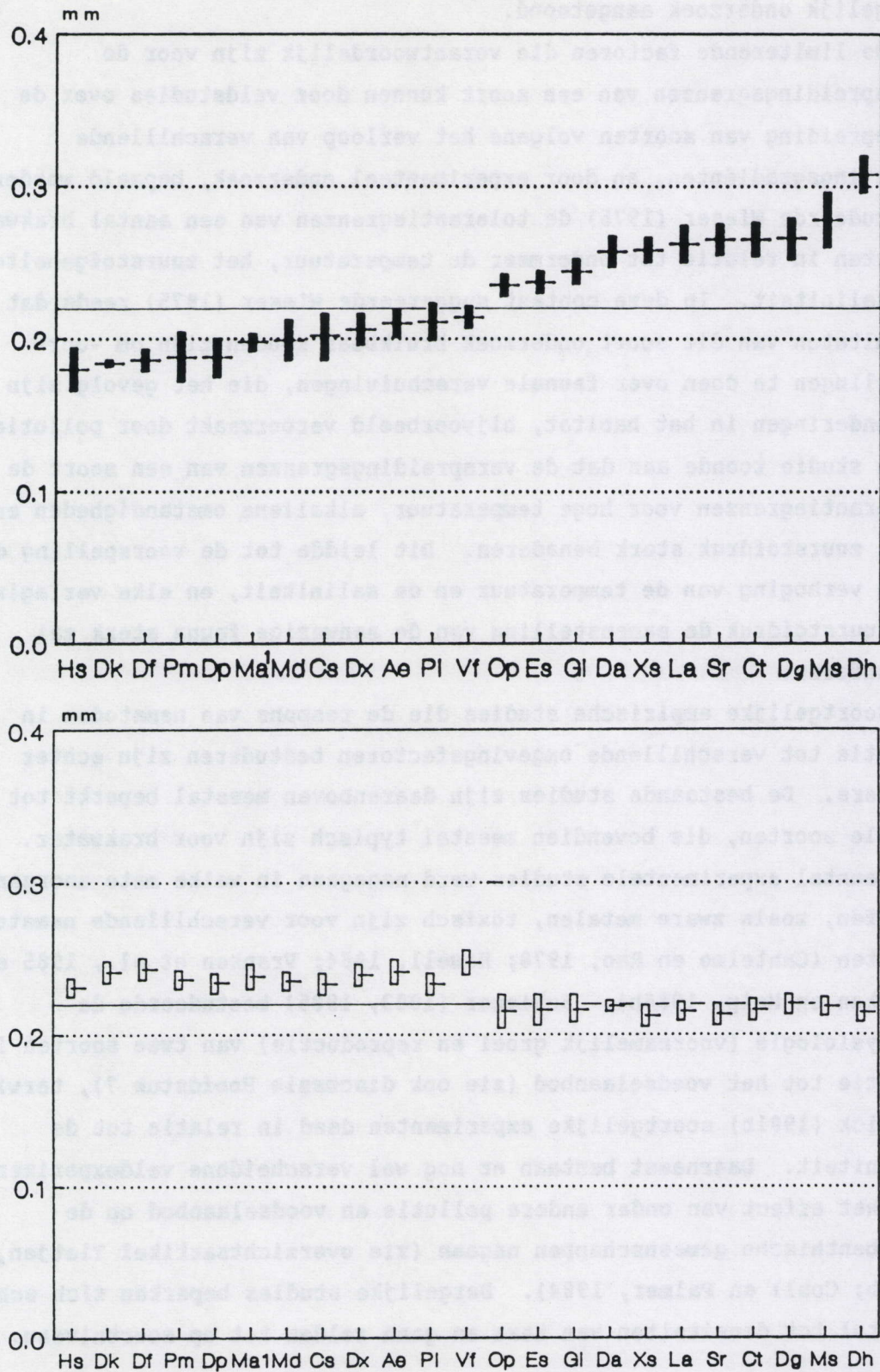


Fig.12.102.: Gemiddelde ( $\pm$ S.F.) van de omgevingsgradient (bepaald door de mediane korrelgrootte) waarover respectievelijk (a) de aanwezigheid en (b) de afwezigheid van de soorten karakteristiek is (voor afkortingen van soortennamen zie Tabel 12.1.).



# slib

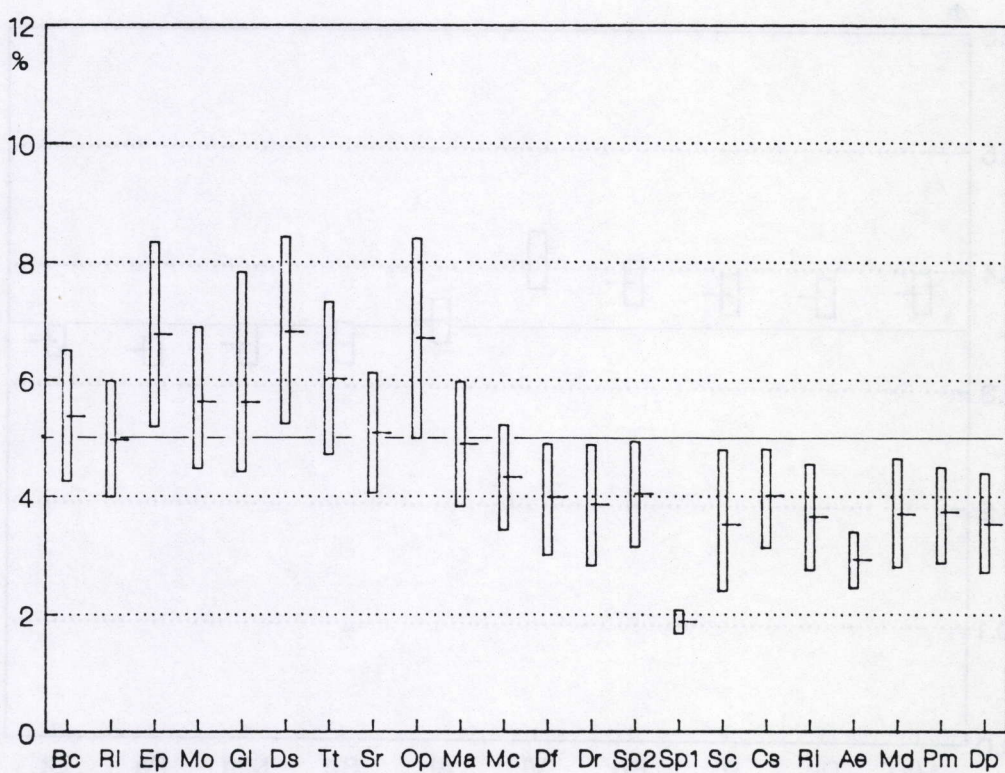
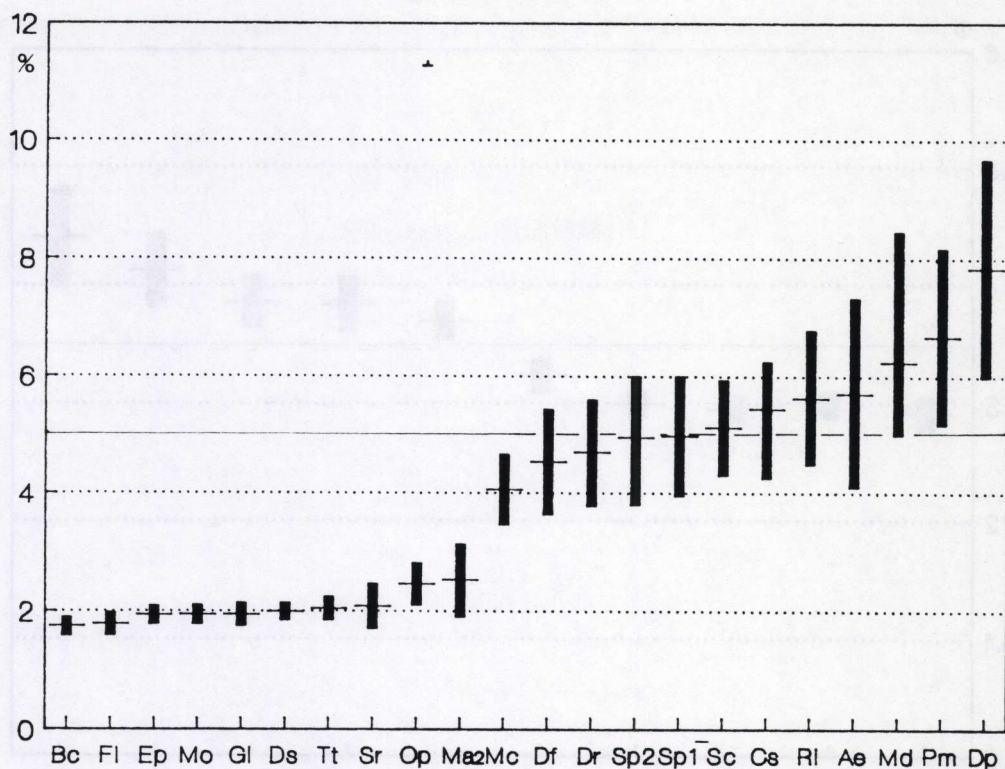


Fig.12.103.: Gemiddelde ( $\pm$ S.F.) van de omgevingsgradient (bepaald door de slibfractie) waarover respectievelijk (a) de aan- en (b) de afwezigheid van de soorten karakteristiek is. (voor afkortingen van soortennamen zie Tabel 12.1.).



# sortering

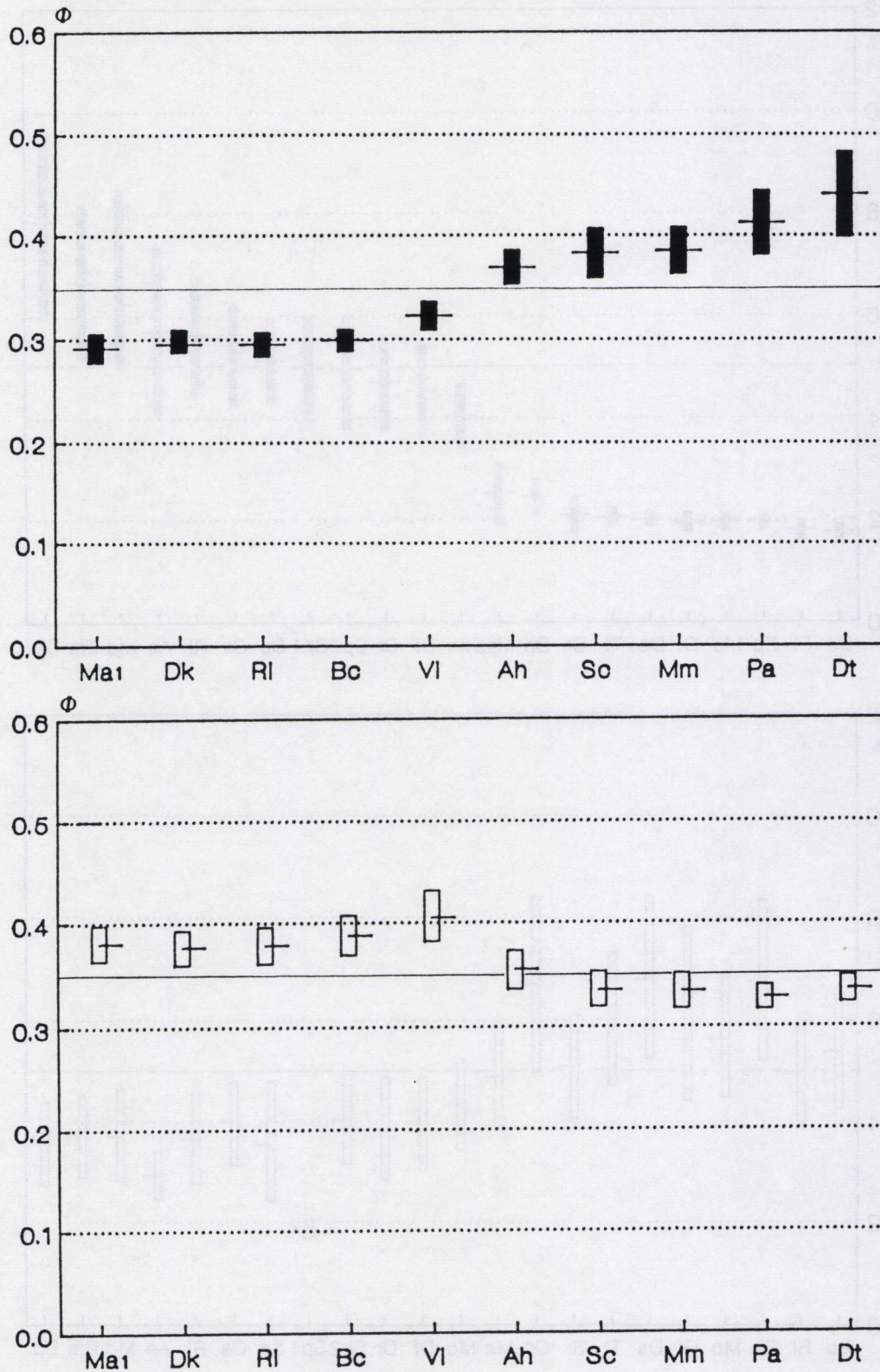


Fig.12.104.: Gemiddelde ( $\pm$ S.F.) van de omgevingsgradient (bepaald door de sortering) waarover respectievelijk (a) de aan- en (b) de afwezigheid van de soorten karakteristiek is. (voor afkortingen van soortennamen zie Tabel 12.1.).



# grint

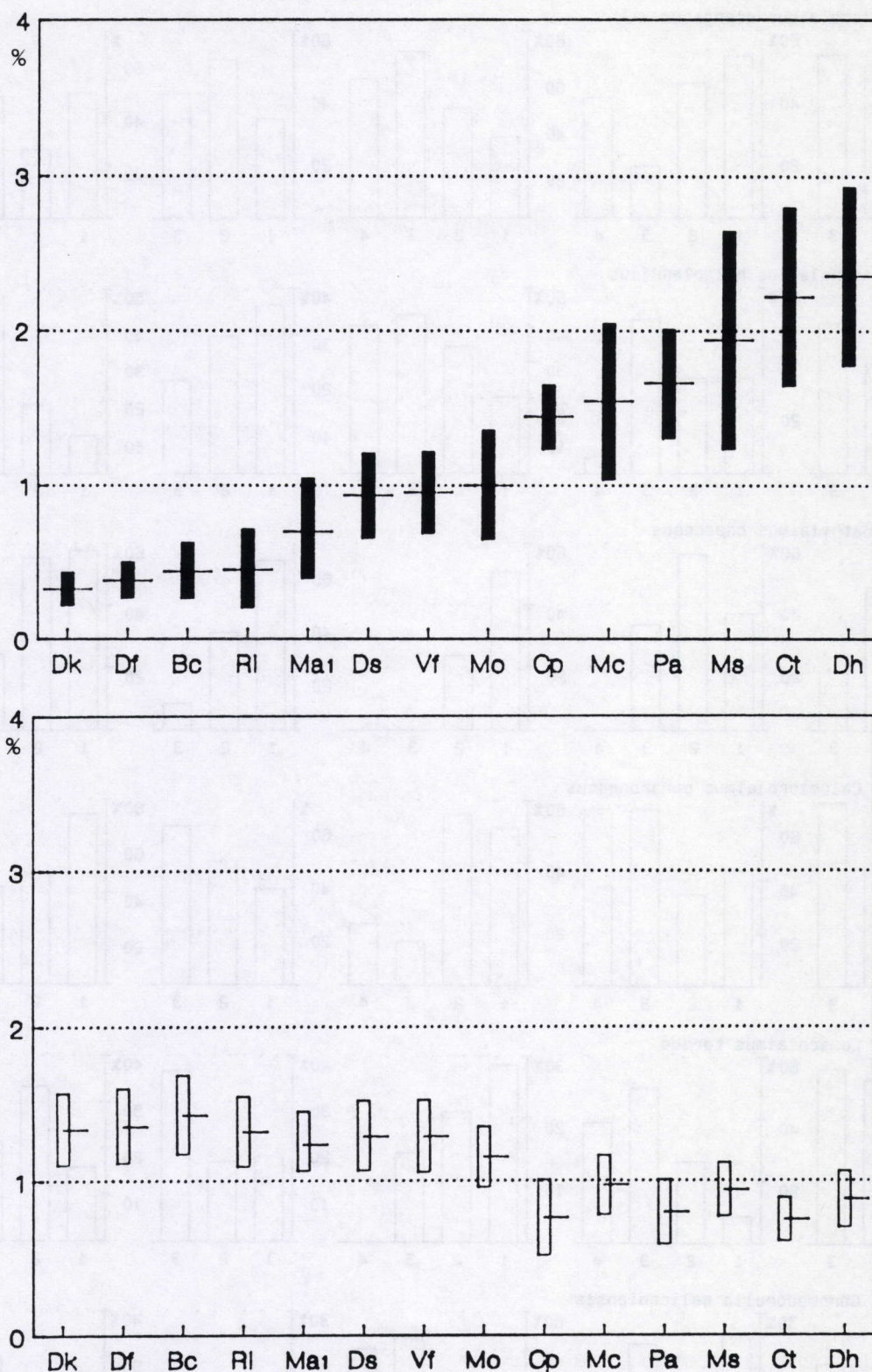


Fig.105.: Gemiddelde ( $\pm$ S.F.) van de omgevingsgradient (bepaald door de grintfractie) waarover respectievelijk (a) de aan- en (b) de afwezigheid van de soorten karakteristiek is. (voor afkortingen van soortennamen zie Tabel 12.1.).



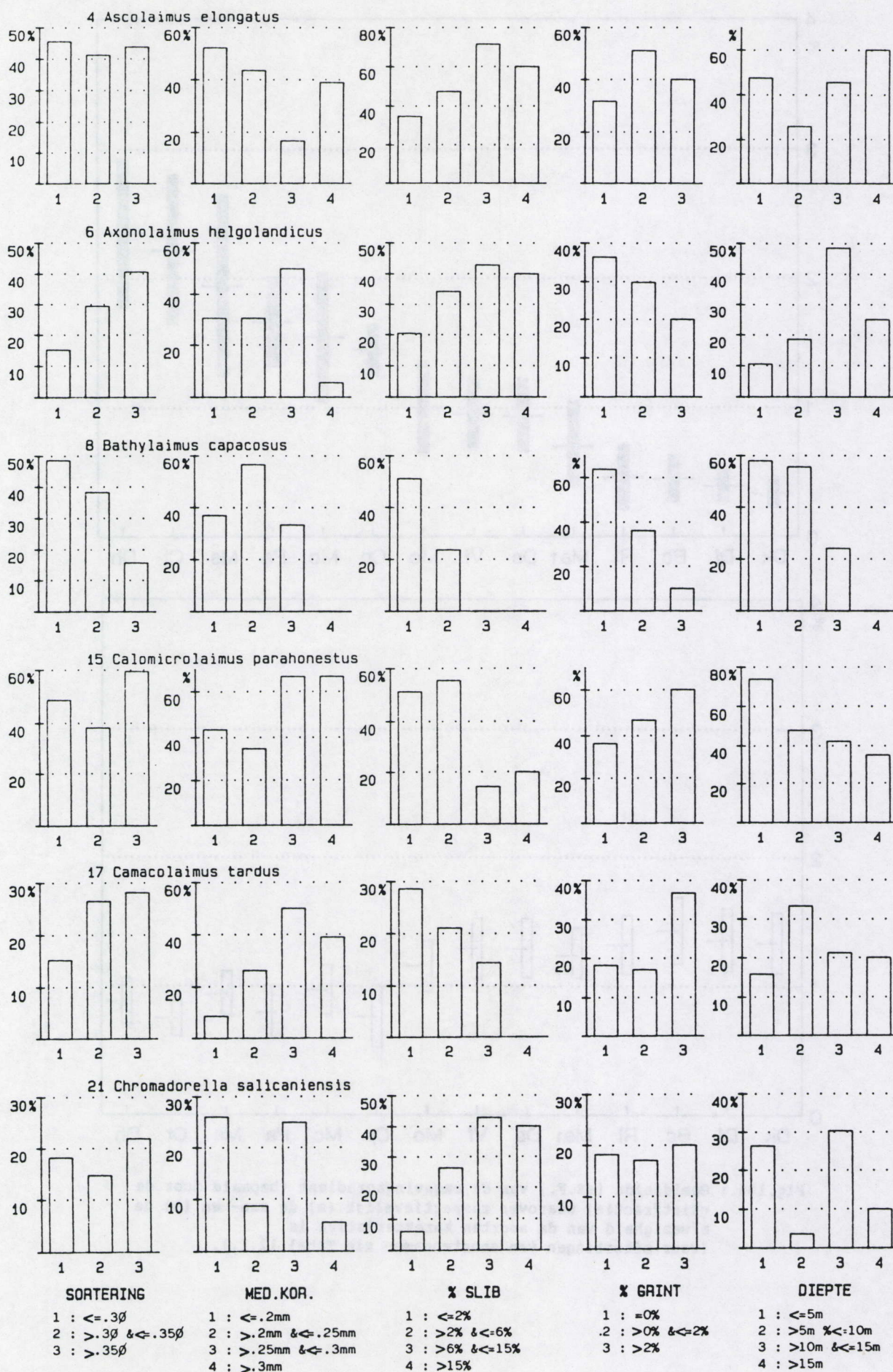


Fig.12.106.: Zie tekst



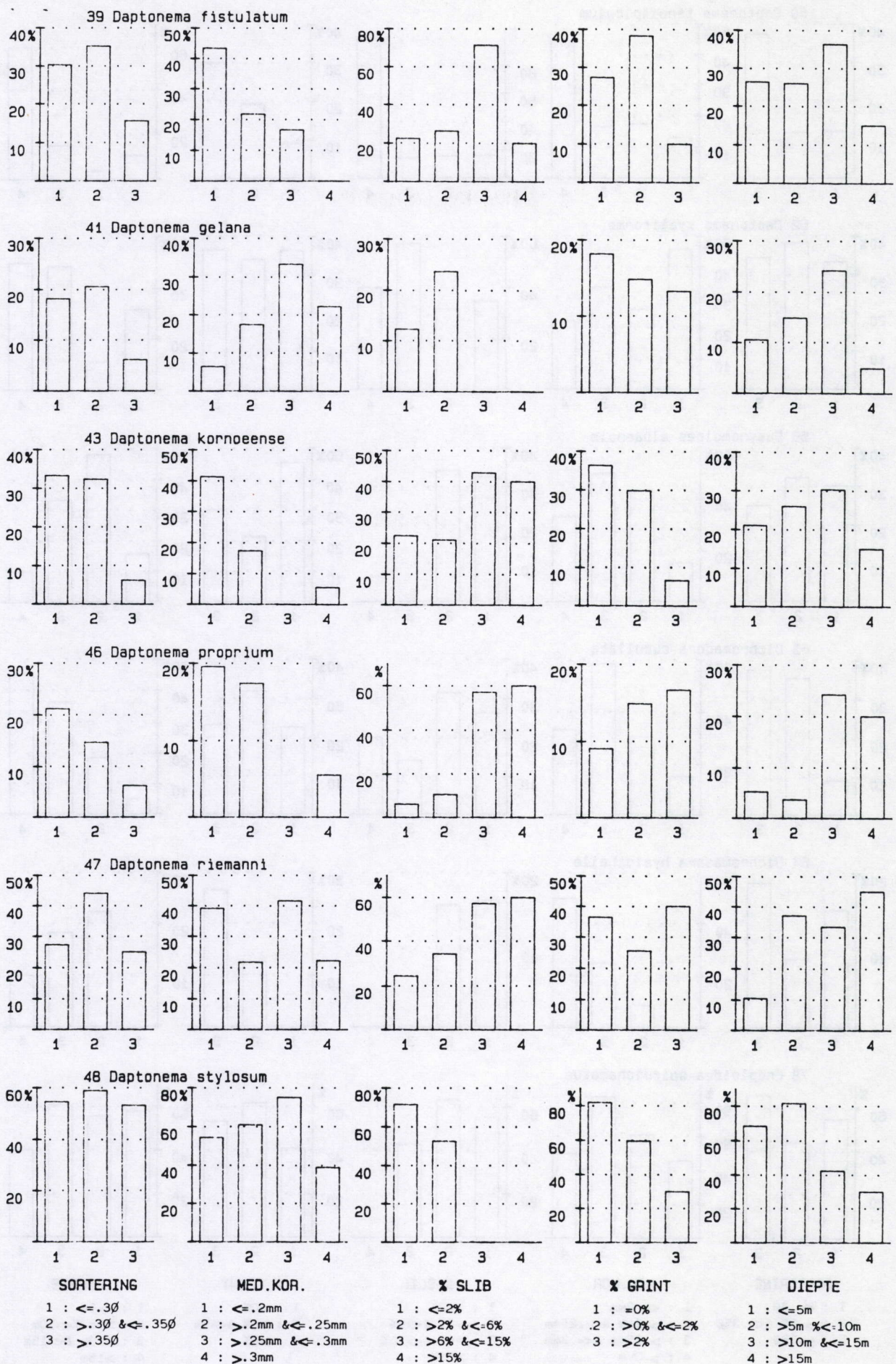


Fig.12.106. (vervolg)



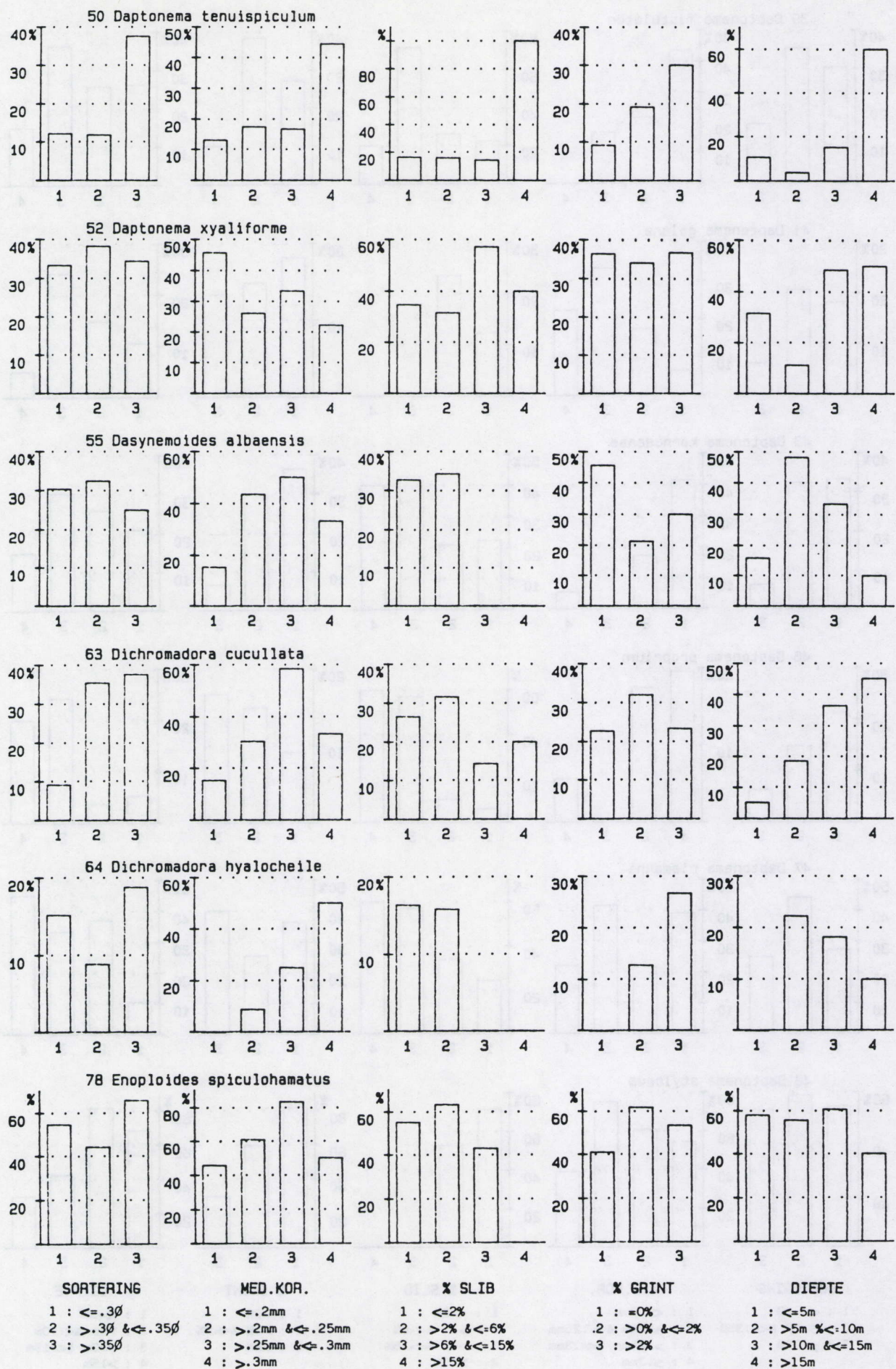


Fig.12.106. (vervolg)



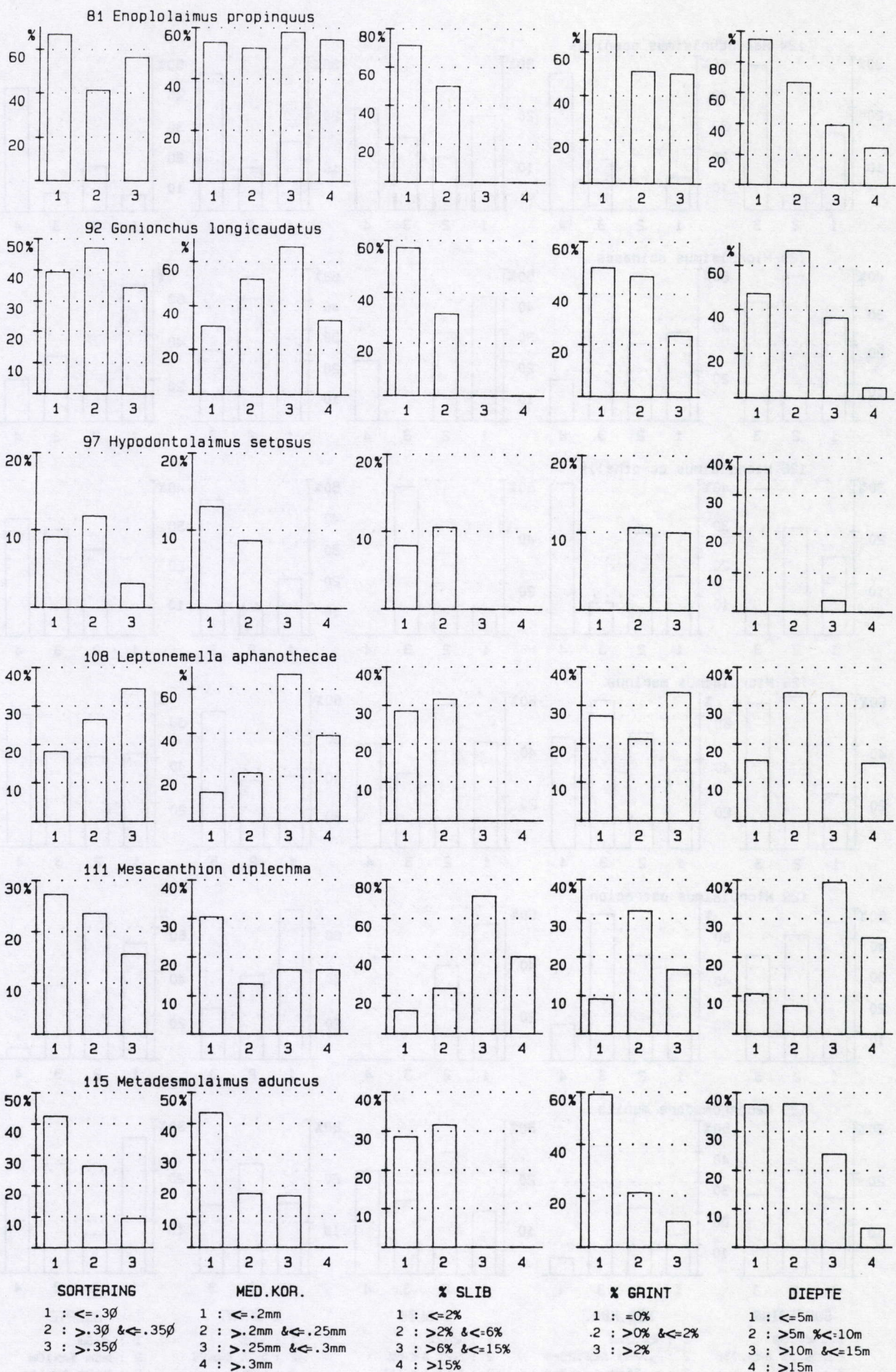


Fig.12.106. (vervolg)



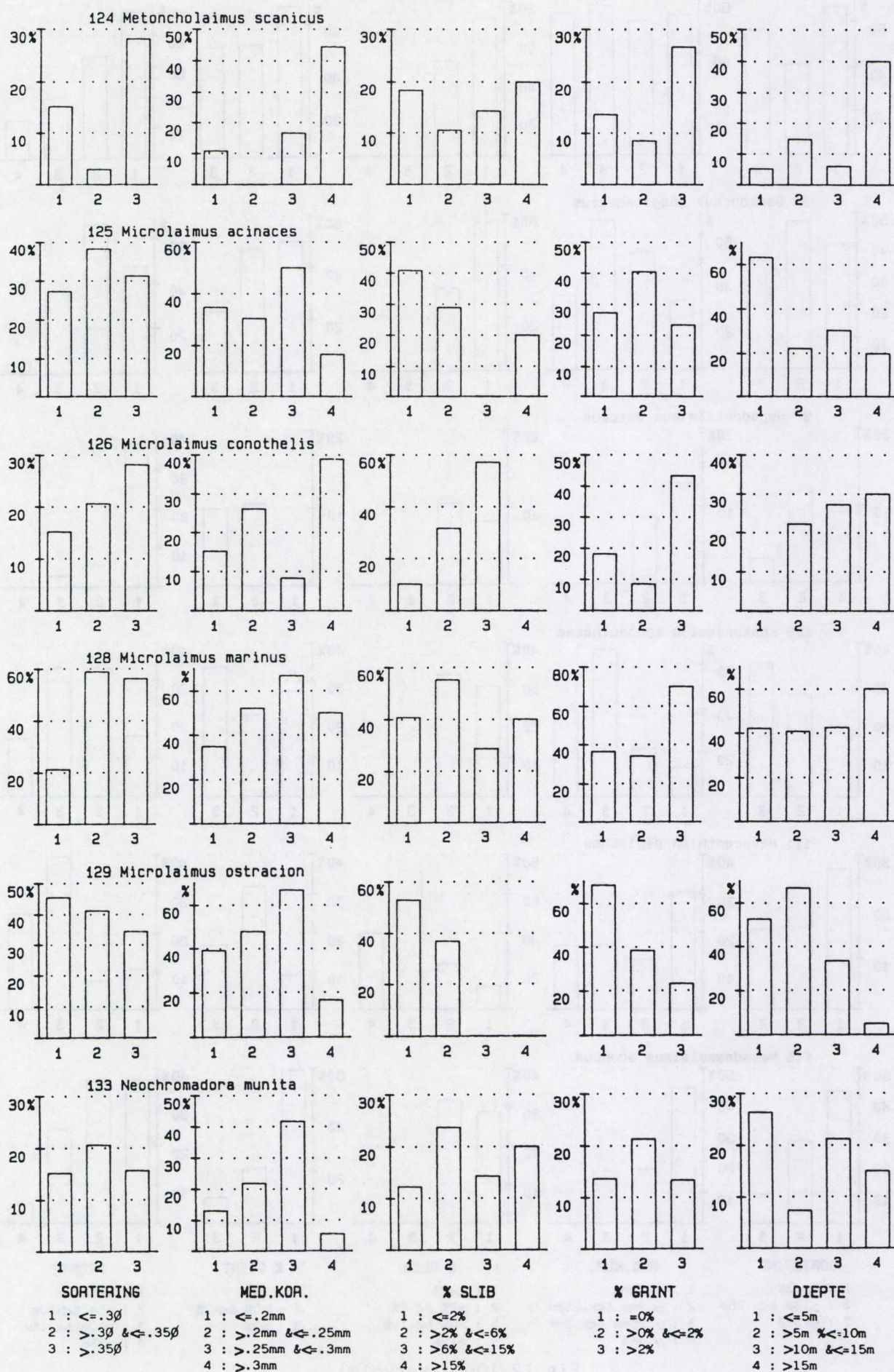


Fig.12.106. (vervolg)



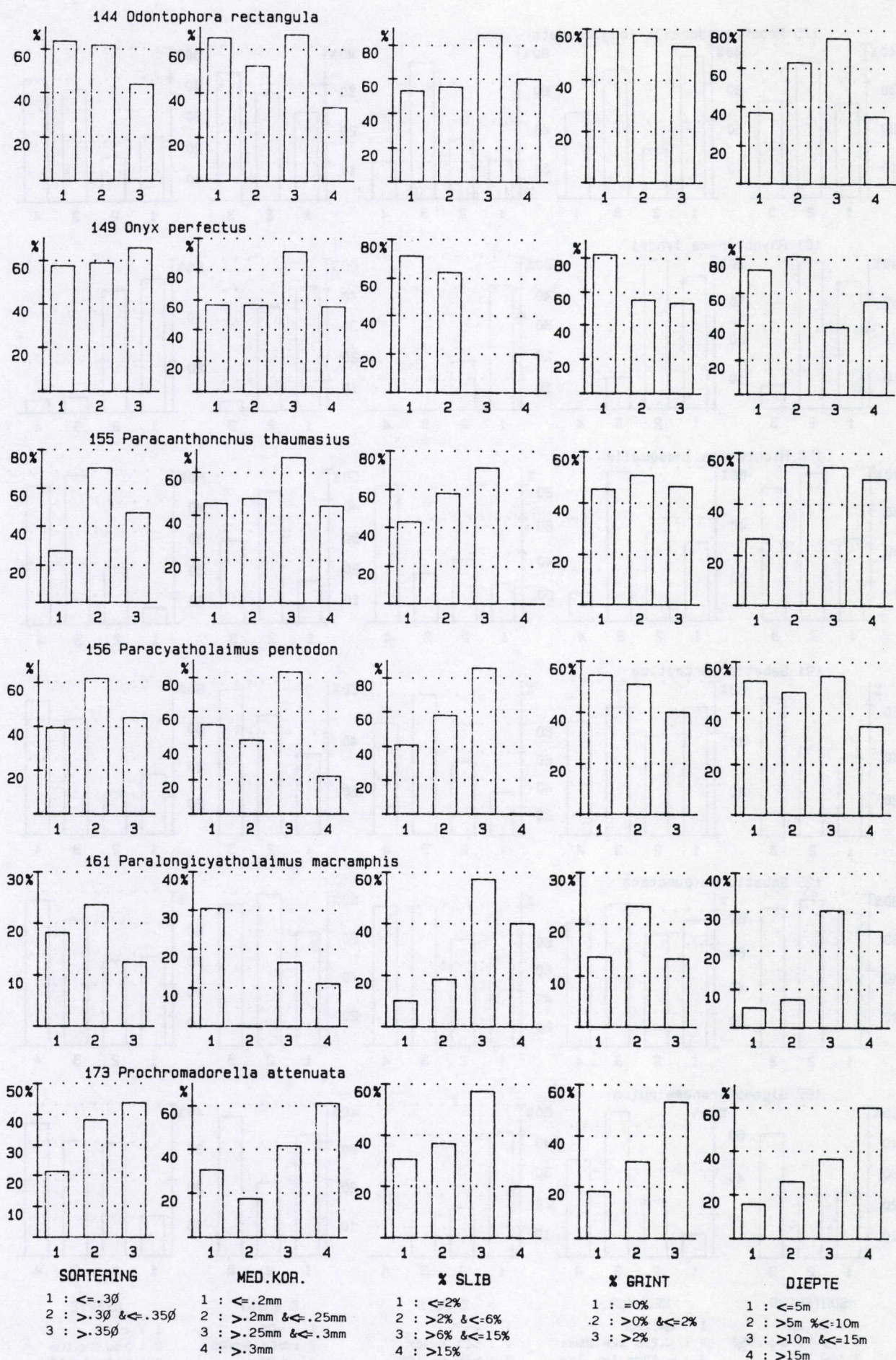


Fig.12.106. (vervolg)



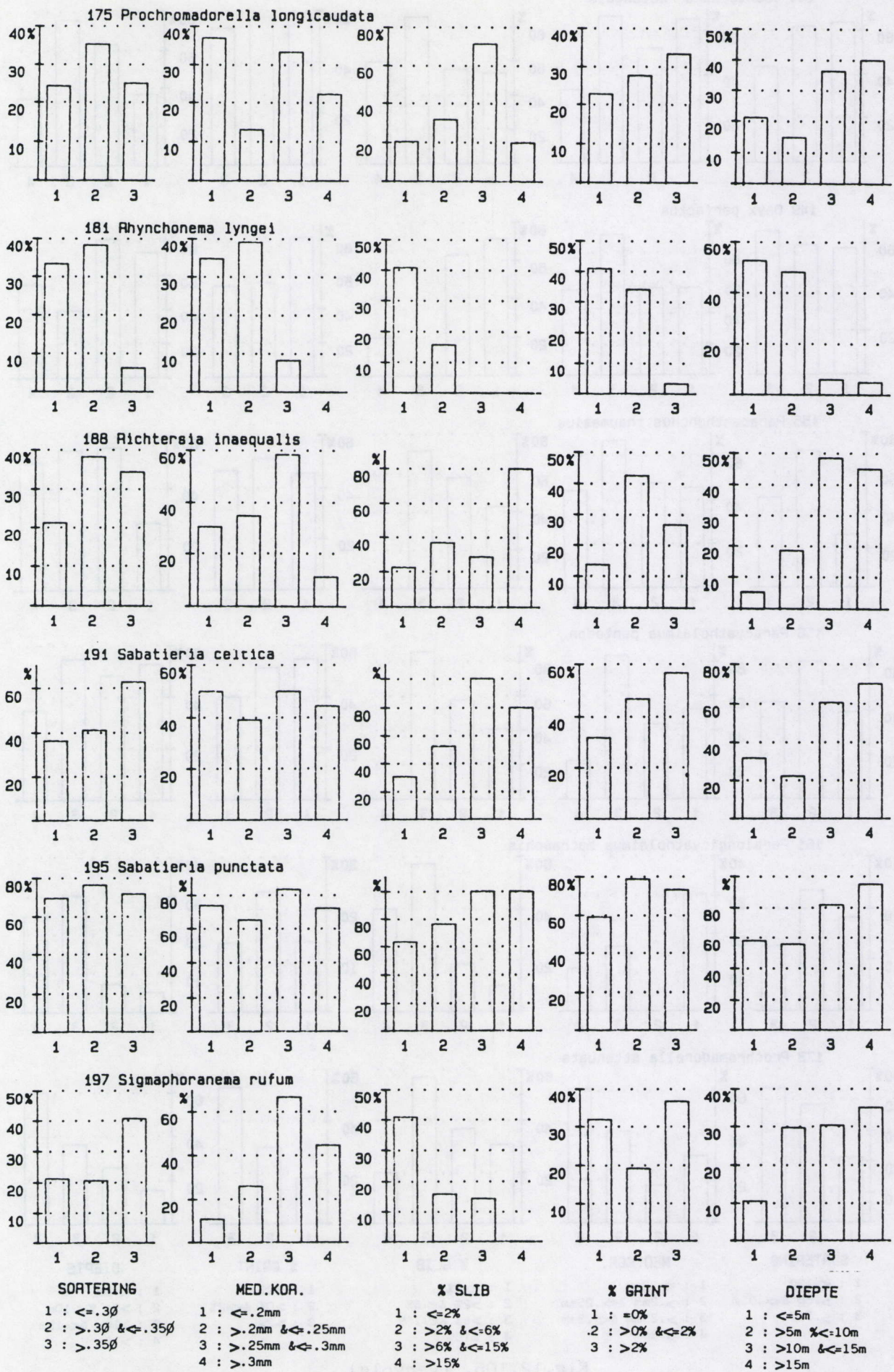


Fig.12.106. (vervolg)



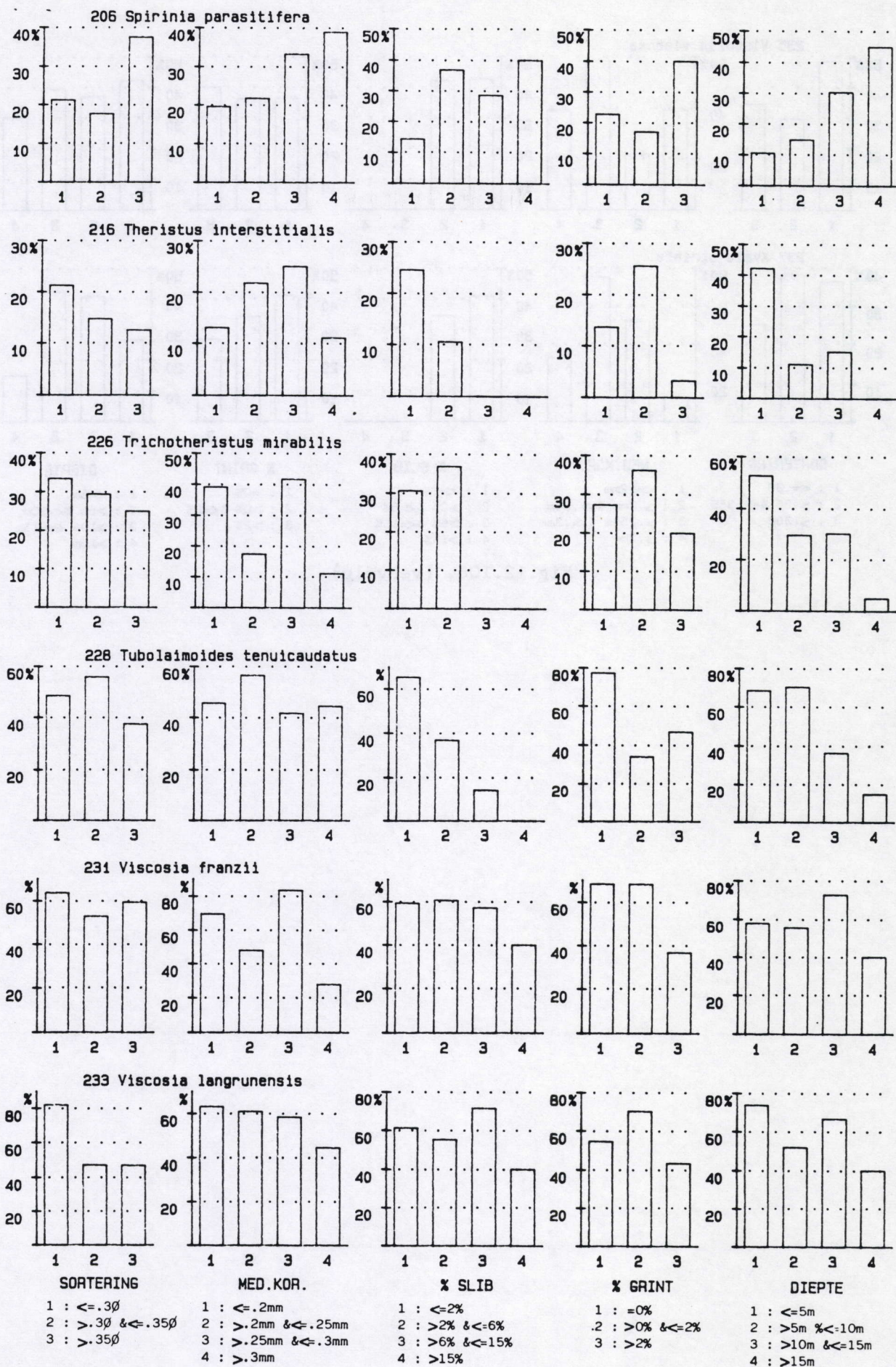


Fig.12.106. (vervolg)



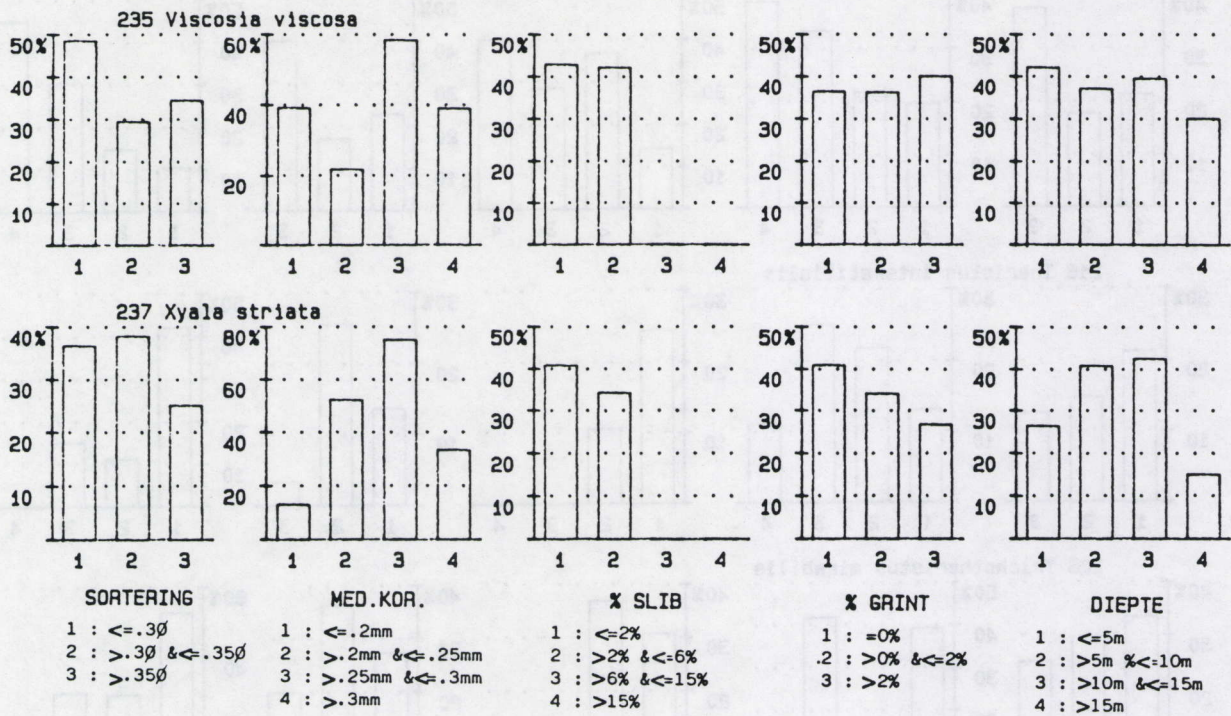


Fig.12.106. (vervolg)



**DEEL VI : Conclusies**

**Perspectieven**

**Samenvatting**



### 13. CONCLUSIES EN PERSPECTIEVEN

Eén van de doelstellingen van deze studie is de inventarisatie van de, tot nu, onbestudeerde nematodengemeenschappen van het sublittoraal Voordeltagebied. Op deze manier moet een uitgangssituatie voor verder onderzoek worden vastgelegd (= Voordelta-project, inmiddels gestart door rijkswaterstaat DGW Middelburg en het DIHO Yerseke), dat gericht is op monitoring van bodemmorfologische veranderingen (tengevolge van de deltawerken) en hun effect op het ecosysteem van de Voordelta.

De geselecteerde stations voldoen grotendeels aan de vereiste heterogeniteit. Op basis van de meeste parameters (densiteit, biomassa, diversiteit, trofische structuur) wordt er een grotere variatie vastgesteld tussen de stations dan tussen de replica's van elk station onderling. Verder worden door clustering op basis van de soorten-samenstelling, zes duidelijk afgebakende stationsgroepen gevormd, die onderling ook significant verschillen op basis van de bovenstaande gemeenschapsparameters.

Het grootste verschil wordt gevonden tussen de gemeenschappen van de ondiepe platen en die van de geulen. Over de platen zijn de aanwezige nematodengemeenschappen relatief homogeen, in tegenstelling tot die van de geulen waar ze zelfs binnen een beperkt geografische zone sterk kunnen variëren.

Het Oosterscheldegebied vertoont de grootste heterogeniteit. De nematodengemeenschappen van de drie diepere geulstations onderscheiden zich op verschillende ecologische niveau's van elkaar. Zelfs binnen de homogene groep van de ondiepe stations, onderscheidt de rand van de Oosterscheldegeul zich van de overige platen.

De Westerscheldemonding is het enige gebied waar de aanwezige nematodengemeenschappen niet stabiel zijn in de tijd. Deze temporele variabiliteit wordt voornamelijk in verband gebracht met de tijdelijke slibaccumulaties die optreden in dit gebied.

De gemeenschappen van de Grevelingengeul vertonen de meeste overeenkomst met die van het gebied ter hoogte van de Nieuwe Waterwegmonding en een deel van de Oosterscheldegeul. Deze gemeenschappen zijn zeer stabiel.

Op basis van deze vaststellingen, die min of meer in overeenstemming zijn met de resultaten van het parallel verlopende macrobenthosonderzoek (Seip en Brand, 1987) werd in het Voordelta-project enerzijds het gebied voor de Oosterscheldemonding, en anderzijds het Brouwershavensche gat,



ter hoogte van de Grevelingenmonding, uitgekozen voor een verder vergelijkend onderzoek tussen de gemeenschappen van een nog steeds veranderend (onder invloed van de stormvloedkering) en ruimtelijk heterogeen milieu (Oosterschelde), en een relatief onverstoorde gebied (Grevelingen) waar in het verleden vergelijkbare bodemmorfologische en ook ecologische veranderingen zijn opgetreden.

De nematodengemeenschappen werden ook bestudeerd in relatie tot verschillende omgevingsfactoren. Hierbij zijn verscheidene significante correlaties vastgesteld. Opmerkelijk is echter dat, niettegenstaande de Voordelta een heterogeen en onstabiel gebied is, gekenmerkt door meerdere brede omgevingsgradiënten (bodem morfologie, hydrodynamiek, waterkwaliteit, vervuiling,...), de relatief beperkte sedimentologische gradiënt het meest uitgesproken gecorreleerd is met verschuivingen in de structuur en de samenstelling van de nematodengemeenschappen. Soortgelijke correlaties met de samenstelling van het sediment worden teruggevonden in de meeste sublittorale studiegebieden (zie discussie Hoofdstukken 4 tot 10), en zijn in de literatuur ook zeer intensief behandeld.

Deze vaststellingen hebben geleid tot de hypothese dat op basis van de verzamelde gegevens over de Voordelta en over andere sublittorale gebieden voorspellingen kunnen gedaan worden over de aanwezige nematodensoorten, op voorwaarde dat het sedimentstype gekend is. Afwijkingen op deze voorspellingen zouden onder andere wijzen op de dominante impact van andere factoren dan het sediment.

De beschrijving van de sedimentologische habitatspreferenties van de 50 meest abundante soorten van de Voordelta laten inderdaad toe de stations te selecteren waarvan de soortensamenstelling wordt beïnvloed door andere factoren dan de gemiddelde sedimentsamenstelling. De toepassing en de interpretatie van dergelijke analyse moet echter met het nodige voorbehoud gebeuren :

(1) De relatie tussen benthische organismen en hun substraat is immers zeer complex, aangezien een groot aantal bijkomende eigenschappen van het milieu zoals gas- en nutriëntenuitwisseling met de diepere sedimentslagen, voedselaanbod en beschikbare ruimte, worden beïnvloed door de aard van het sediment. Het zijn eerder deze parameters, die de eigenlijke limiterende factoren vormen voor de verspreiding van benthische organismen (Gray, 1974; Fleeger en Decho, 1987). Er is echter zeer weinig informatie beschikbaar over het causale verband tussen deze



factoren en de structuur van nematodengemeenschappen zodat de interpretatie van afwijkingen op de verwachte correlatie tussen de sediment-samenstelling en de verspreiding van soorten meestal zeer speculatief blijft.

(2) Het gevaar bestaat dat het effect van een bepaalde omgevingsfactor gemaskeerd wordt door een eventuele correlatie van deze factor met de samenstelling van het sediment. Zo gaan bijvoorbeeld hogere concentraties van zowel zware metalen als van organische vervuiling meestal samen met grotere slibfracties (Hoofdstuk 11). Grotere slibfracties gaan hoe dan ook gepaard met verschuivingen in de samenstelling van de nematodengemeenschappen, waardoor veranderingen in de nematodengemeenschappen voorbarig worden toegeschreven aan de vervuiling, of waardoor veranderingen, die effectief te wijten zijn aan pollutie, over het hoofd worden gezien. Een ander voorbeeld is hydrodynamische verstoring dat zelf de directe aanleiding is tot wijzigingen in de sedimentsamenstelling (Hoofdstuk 3).

Ecologisch veldonderzoek van sublittorale nematodengemeenschappen was in het verleden vaak uitsluitend beperkt tot het nagaan van correlaties met de sedimentsamenstelling (zie discussie van Hoofdstukken 4 tot 10), in de veronderstelling dat dergelijke gegevens volstaan om een inzicht te verwerven in de ecologie van deze groep. Het laatste decennium is het marien nematologisch onderzoek zich echter steeds meer gaan toespitsen op de evaluatie van het gebruik van nematoden in biomonitoring (zie verder en zie discussie Hoofdstuk 11). De beperkte fundamentele kennis over de specifieke ecofysiologie van soorten en over de causale verbanden tussen het voorkomen van soorten en het abiotisch milieu laat dergelijke stap echter niet steeds toe en geeft dikwijls aanleiding tot, op het eerste zicht, controversiële resultaten (zie discussie Hoofdstukken 5 en 7).

Autoecologisch en de ecofysiologisch onderzoek van soortenpopulaties in relatie tot verschillende abiotische variabelen is echter niet steeds evident. De meeste empirische studies beperken zich tot een aantal (meestal) brakwatersoorten, die in tegenstelling tot de meeste mariene nematoden, gemakkelijk overleven en reproduceren in laboratorium-omstandigheden (zie overzichtsartikels Heip et al, 1985; Schiømer; 1987). Daarnaast is de evaluatie van de impact van factoren zoals hydrodynamiek, sedimentsamenstelling, voedselaanbod en vervuiling op de structuur van nematodengemeenschappen dikwijls onmogelijk aan de hand van veldstudies aangezien al deze factoren onderling gecorreleerd zijn (zie overzichts-artikel Fleegeer en Decho, 1987).



Verscheidene auteurs hebben toch, zowel empirisch als in het veld, een duidelijk verband vastgesteld tussen enerzijds de ecofysiologie van de soorten en de structuur van de nematodengemeenschappen, en anderzijds niet-sedimentologische abiotische factoren (zie discussie Hoofdstuk 7 en de overzichtsartikels Coull en Palmer, 1984; Fleeger en Decho, 1987; Heip et al, 1985; Schiemer, 1987; Tietjen, 1980b). Ook in onze studie werden dergelijke correlaties vastgesteld. Zo wordt een verband gevonden tussen enerzijds de soortensamenstelling, de reproductie- en voedingsstrategie en de gemiddelde biomassa per individu van de aanwezige soorten, en anderzijds het voedselaanbod, de heersende hydrodynamiek en de stabiliteit van het milieu. De hypothese van Pearson en Rosenberg (1987) dat bij een continu voedseltekort vooral soorten met een kleine groeiratio en een minimale turn-over overleven, terwijl bij voldoende voedsel vooral r-strategisten met een snelle groei en een grote reproductieactiviteit aanwezig zijn, wordt ondersteund door onze resultaten, wanneer de reproductiestrategie van de dominante soorten in de chlorofyl a-armste stations wordt vergeleken met die van de chlorofyl a-rijkste gebieden. Bovendien is de gemiddelde biomassa per individu negatief gecorreleerd met het chlorofyl-a gehalte (zie discussie Hoofdstukken 7&9. In geval van een onvoorspelbaar voedselaanbod worden, aldus Pearson en Rosenberg, (1987), eveneens traag groeiende soorten bevoordeeld, maar ook soorten waarvan de biomassa is gemaximaliseerd met als doel de hongerperiodes te overleven. De significant grotere individuele biomassa in de meest verstoorde stations is in overeenstemming met deze hypothese.

Ook de meer ecologisch gefundeerde indeling in voedingstypes door Jensen (1987a), die de Oncholaimidae beschouwd als aaseters, met een opruimende functie in het bentisch ecosysteem, wordt ondersteund door onze resultaten. Zo blijkt de abundantie van de Oncholaimidae significant hoger te zijn tijdens het najaar, dan in het voorjaar. Bovendien is de relatieve abundantie van deze familie negatief gecorreleerd met die van de detrituseters, en worden de hoogste abundanties aangetroffen in stations met lage organische koolstofgehaltes en een lage macrofaunadensiteit. Op basis van deze gegevens werd de hypothese geformuleerd dat de Oncholaimidae als aaseters competitief bevoordeeld zijn tijdens het najaar ten opzichte van de detrituseters in detritusarme biotopen.



Verder werd in deze studie de geschiktheid van verschillende parameters (nematode/copepode ratio, diversiteits- en dominantieindices en soorten-abundantiedistributies), welke algemeen gebruikt worden om het effect van vervuiling op benthische organismen te visualiseren (Heip et al., 1985), geëvalueerd voor de nematodengemeenschappen van het Voordeltagebied. Deze parameters zijn ongetwijfeld bruikbaar voor monitoring van studiegebieden die worden gekenmerkt door een homogeen en stabiel milieu, met uitzondering van de locale aanvoer van industriële of huishoudelijke afvalproducten. In dynamische gebieden zoals de Voordelta is het gebruik van dergelijke parameters echter niet altijd mogelijk. Zelfs indien uitsluitend stations met de zelfde sedimentsamenstelling onderling worden vergeleken, blijft de interpretatie moeilijk :

(1) De nematode/copepode ratio blijkt tot op zekere hoogte bruikbaar te zijn als een indicator van organische aanrijking, alhoewel geen onderscheid kan gemaakt worden tussen natuurlijke aanrijking of vervuiling.

(2) Aan de hand van verschillende diversiteitsindices of soorten-abundantiedistributies wordt inderdaad een trend vastgesteld naar een reductie van de diversiteit bij toenemende vervuiling, maar de interpretatie hiervan wordt bemoeilijkt doordat de diversiteit van nematodengemeenschappen ook gekenmerkt is door temporele variaties, en doordat andere factoren dan pollutie evengoed verantwoordelijk zijn voor de reductie van de diversiteit (zie hoger). Het is in dit verband dat er in de literatuur nog geen consensus is bereikt over de relatie diversiteit en stabiliteit, wat dikwijls leidt tot controversiële interpretaties.

Concreet kunnen onze suggesties voor toekomstig onderzoek, op basis waarvan een beter inzicht in de structuur van sublittorale nematodengemeenschappen van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee in relatie tot hun abiotisch milieu wordt verwacht, als volgt worden samengevat :

- Naast algemene gemeenschapsparameters zoals diversiteit, densiteiten, biomassa en biomassaspectra, productie en soortensamenstelling, dienen ook de ecofysiologische eigenschappen van soorten of soortengroepen bestudeerd te worden in relatie tot verschillende omgevingsgradiënten.
- Naast de sedimentsamenstelling vragen volgende omgevingsfactoren, waarvan door middel van recent ontwikkelde technologieën zeer fijnschalige metingen mogelijk zijn, meer aandacht :



(1) de verticale en horizontale verspreiding van het chlorofyl a-gehalte, welke een maat is voor de fytoplanktonische biomassa beschikbaar als voedsel voor benthische organismen, evenals de verspreiding van ander organische nutriënten zoals nitraten, fosfaten en silicaten.

(2) natuurlijke en artificiële geïnduceerde organisch C-gradiënten

(3) anorganische pollutiegradiënten

(4) temporele stabiliteit van het milieu, uitgedrukt als afwijkingen op de gemiddelde waarde van de abiotische factoren

(5) hydrodynamische gradiënten, en hun effect op het microhabitat van benthische organismen

Dergelijke opzet vereist :

(1) Veldstudies : door intensieve exploratie van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee (o.a. Vincx, 1986a, Huys et al., 1984; Smol et al, 1986; en deze studie) is een meer gerichte selectie van stations in functie van de te bestuderen omgevingsgradiënt, mogelijk.

(2) Veldexperimenten : door controle van fysische en/of biologische factoren kan de impact van mogelijke structurerende factoren in nematodengemeenschappen beter onderscheiden worden. Ook Coull en Palmer (1984) en Fleegeer en Decho (1987) suggereren het gebruik van dergelijke manipulaties om een inzicht te verwerven in de oorzaken van de verspreidingspatronen van soorten in relatie tot voedselaanbod, pollutie, predatie en competitie.

(3) Laboratoriumexperimenten : op deze manier dient de autoecologische en ecofysiologische kennis van mariene nematoden uitgebreid te worden.



#### 14. SAMENVATTING

Deze studie maakt deel uit van een globaal onderzoeksproject dat als doel heeft het effect van de deltawerken op het ecosysteem van de Voordelta te evalueren. De Voordelta is het sublittoraal gedeelte van het Zuid-nederlands kustgebied dat zich uitstrekt van de Belgische grens in het zuiden tot de Hoek van Holland in het noorden, en dat arbitrair begrensd wordt door de tien meter-dieptelijn. In dit gebied monden verschillende zeegaten en estuaria uit (van noord naar zuid : Nieuwe Waterweg, Haringvliet, Grevelingen, Oosterschelde en Westerschelde) zodat onder invloed van getijdenstromingen en het daaraan gekoppeld sedimenttransport een heterogeen patroon van platen en geulen is ontstaan. Daarnaast heeft het hydrodynamisch regime en de bodemmorfolgie van de Voordelta sterke wijzigingen ondergaan sinds de aanvang van de deltawerken in het begin van de jaren '60. Gecorreleerd met deze veranderingen in het abiotisch milieu worden wijzigingen op biotisch vlak verwacht zodat in de eerste plaats een inventarisatie van dit overigens ongekend gebied vereist was. Deze studie behandelt een belangrijke component van het benthisches mariene ecosysteem, namelijk de vrijlevende nematoden.

Twintig stations werden uitgekozen, waarvan er acht in de geulen, en 12 op de platen gelegen zijn. Hierbij werd rekening gehouden met de geografische ligging van de verschillende riviergeulen, en met de reeds beschikbare gegevens over het abiotische milieu. In totaal werd elk station drie maal bemonsterd (tijdens het najaar '84, het voorjaar '85 en het najaar '85), en dit vanop verschillende schepen, eigendom van Rijkswaterstaat (Nl.). De bodemstalen werden genomen met behulp van een Van Veen-grijper of een Boxcorer.

Naast de inventarisatie van het gebied werd ook getracht een inzicht te verkrijgen in de structuur van de nematodengemeenschappen in relatie tot de abiotische omgeving. Als gevolg van zijn ligging ter hoogte van de vier zeegaten wordt het Voordeltagebied gekenmerkt door meerdere uitgesproken fysische en chemische omgevingsgradiënten welke belangrijk kunnen zijn als mogelijke structurerende factoren voor de nematodengemeenschappen. De bestudeerde omgevingsfactoren kunnen onderverdeeld worden in drie groepen :

- Hydrodynamiek : De hoogste stroomsnelheden (tot 120 cm/s) en fluctuaties worden waargenomen in de Westerscheldegeul. Verder treden nog hoge snelheden (91 cm/s) op in de Oosterschelde-monding, tegen de



stormvloedkering. Op de ondiepe platen zijn de stroomsnelheden steeds laag ( $< 67$  cm/s).

- Sedimentsamenstelling : Het sediment van de Voordelta bestaat meestal uit goed gesorteerd, grint- en slibarm fijn zand (0.140 - 0.37 mm). De fijnste sedimenten worden aangetroffen in het noorden tot en met de Grevelingenmonding. De grootste slibfracties zijn aanwezig in de geulen (5 tot 20 %), terwijl op de platen de slibfractie steeds minder dan 5 % bedraagt. De stations van de Westerscheldegeul onderscheiden zich door het optreden van temporele slibaccumulaties die onder invloed van de stroomsnelheidfluctuaties kunnen variëren tussen een en 60 procent.

- Waterkwaliteit : De hoogste chlorofyl a-waarden worden gevonden ter hoogte van de ondiepe platen. De laagste waarden zijn geassocieerd met enkele van de diepere stations voornamelijk deze die gelegen zijn ter hoogte van de zeewaartse uitloper van de Oosterscheldegeul. De invloed van de rivierfracties op de saliniteit van het Voordeltawater is meestal klein. De zoetwaterfractie overschrijdt slechts de 20 procent ter hoogte van de Haringvlietsluizen.

De densiteit, diversiteit, soortensamenstelling, trofische structuur, biomassa en productie van de nematodengemeenschappen werden bestudeerd.

De densiteit is steeds gecorreleerd met de samenstelling van het sediment. De hoogste densiteiten worden aangetroffen in de fijnste sedimenten. In de monding van de Grevelingengeul worden uitzonderlijk hoge densiteiten gevonden (tot bijna  $12000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ) in vergelijking met de overige slibrijke en fijnzandige gebieden (het noorden van de Voordelta en een deel van de Oosterscheldegeul : 2000 tot bijna  $6000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ). De meest voor de hand liggende verklaring hiervoor is de natuurlijke organische aanrijking ter hoogte van de Grevelingengeul. De meeste ondiepe stations worden gekenmerkt door relatief lage densiteiten ( $80$  tot  $300 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ). Diepe geulstations gekenmerkt door hoge stroomsnelheden en hoge stroomsnelheidsfluctuaties, zoals deze in de monding van de Ooster- en de Westerscheldegeul vertonen ook lagere densiteiten dan verwacht op basis van hun sedimentsamenstelling.

De soortendiversiteit van de nematodengemeenschappen, berekend door de diversiteitsreeks van Hill (1973), is minder uitgesproken gecorreleerd met de samenstelling van het sediment. Er wordt slechts tijdens het



najaar '84 een negatieve correlatie met de slibfractie gevonden. De diversiteit is wel significant lager in de Westerscheldemonding, de Oosterscheldegeul en enkele van de naburige platen (N1 gem. = 5 tot 17), welke gekenmerkt zijn door de minst stabiele sedimentsamenstelling, het grootste zwevende stofgehalte, en de grootste stroomsnelheidsfluctuaties, in vergelijking tot de overige relatief onverstoorde gebieden (N1 gem. = 11 - 36). De hydrodynamische verstoring heeft daarbij een meer uitgesproken effect op de toename van de dominantie dan op de afname van het aantal soorten. Ter hoogte van de Haringvlietsluizen is de diversiteit waarschijnlijk geringer als gevolg van de hogere zoetwater-toevoer.

De gemeenschappen van de Voordelta zijn stabiel in de tijd, wat hun soortensamenstelling betreft. De Westerscheldegeul, waar veranderingen in de samenstelling van de gemeenschappen gecorreleerd zijn met slib-accumulaties, vormt hierop een uitzondering.

De similariteiten tussen de stations op basis van de soortensamenstelling werden bepaald door middel van classificatie- (Twinspan en Bray Curtis-index) en ordinatie- (DCA) technieken. Het belangrijkste onderscheid wordt gevonden tussen de gemeenschappen van de slibarme platen en die van de meer slibrijke geulen, waarbij de laatste groep zich onderscheidt door de dominantie van *Sabatieria* spp. Er worden drie types slibrijke zandgemeenschappen gevonden :

(1) Een *Sabatieria* spp.- *Daptonema* spp.- gemeenschap. Deze gemeenschap is geassocieerd met de relatief stabiele, slibrijke en fijnzandige sedimenten ter hoogte van de Nieuwe Waterweg, de Grevelingenmonding en plaatselijk in de Oosterscheldegeul.

(2) Een gemeenschap gekenmerkt door de hogere abundantie van grote, meestal conservatieve soorten met naast *Sabatieria punctata*, ook *Metoncholaimus scanicus*, andere Oncholaimidae, Thoracostomopsidae en grote predatoren. Deze gemeenschap is karakteristiek voor de chorofyl a-arme gebieden ter hoogte van de zeewaartse uitloper van de Oosterscheldegeul.

(3) *Daptonema tenuispiculum* - *Sabatieria punctata* - *Ascolaimus elongatus* - gemeenschap. Deze soortenarme gemeenschap, gekenmerkt door eurytope en tolerante soorten, is typisch voor de onstabiele sliblagen van de Westerscheldemonding.



Ook in de slibarme zandstations worden drie types gemeenschappen onderscheiden, waaronder twee die karakteristiek zijn voor goed gesorteerd fijn zand, waar vooral Xyalidae, Tripyloididae en Desmodoridae abundant zijn, en één die typisch is voor hydrodynamisch verstoorde habitaten (ter hoogte van de stormvloedkering), gekenmerkt door slecht gesorteerde mediumzandige sedimenten, waarbij vooral de Chromadoridae dominant en de Desmodoridae subdominant zijn.

De twee fijnzandige stationsgroepen onderscheiden zich van elkaar op basis van van de grotere zoetwatertoevoer ter hoogte van de Haringvlietsluizen waardoor hier vooral euryhaliene soorten overleven zoals *Hypodontolaimus setosus*, *Theristus pertenuis* en *Viscosia viscosa*.

Naast de sedimentsamenstelling zijn de saliniteit, het chlorofyl a-gehalte en de hydrodynamiek, de belangrijkste factoren die de soorten-samenstelling van de nematodengemeenschappen in de Voordelta bepalen.

Aan de hand van de buccale morfologie en een beperkt aantal darm-inhoudgegevens onderscheidde Wieser (1953) vier voedingstypes binnen de mariene vrijlevende nematoden. In de Voordelta is de dominantie van de niet-selectieve detrituseters geassocieerd met de slibrijke sedimenten van de Westerscheldegeul, het noorden van de Voordelta, de Grevelingenmond en plaatselijk in de Oosterscheldegeul. De overige, meestal slibarme substraten van de Voordelta (= ondiepe platen, en een deel van de Oosterscheldegeul) zijn gekenmerkt door hogere abundanties van zowel de epistatratumeters als de predatoren/omnivoren.

De morfologisch indeling van Wieser werd recent herzien door Jensen (1987a). Deze auteur onderscheidt o.a. de Oncholaimidae (= oorspronkelijk pred./omn.) als een afzonderlijke groep naast de detrituseters, de epistatratumeters en de predatoren. Hij beschouwt deze groep als aaseters aangezien de juvenielen zich zouden voeden met opgelost organisch materiaal, terwijl de adulten zich facultatief als predatoren gedragen. De stelling van Jensen dat de predatoren/omnivoren naar Wieser niet als een ecologisch coherente groep kunnen beschouwd worden, wordt niet tegengesproken door onze resultaten. Zo zijn de predatoren naar Jensen gekenmerkt door een meer afgebakende habitats-preferentie (zie verder). Verder blijkt dat de relatieve abundantie van de Oncholaimidae significant hoger is tijdens het najaar, wanneer meer



afgestorven organismen op de bodem aanwezig zijn, dan in het voorjaar. Bovendien worden de hoogste abundanties van de Oncholaimidae aangetroffen in stations met een laag organisch C-gehalte en een lage macrofauna-densiteit. Er wordt geen correlatie gevonden met de sedimentsamenstelling.

De gemiddelde individuele biomassa per station is positief gecorreleerd met de mediane korrelgrootte. Verder zijn alle stations waar de individuele biomassa meer dan 0.500 µg drooggewicht (max. 2.460 µg) bedraagt gelegen in de Ooster- of de Westerscheldegeul, welke gekenmerkt zijn door een onstabiele sedimentsamenstelling en een laag chlorofyl a-gehalte. Kleinere individuele biomassawaarden zijn meestal gecorreleerd met stabiele milieus. In deze context wordt een mogelijk verband gesuggereerd tussen de lichaamsgrootte, de reproductie- en de groeistrategie van soorten enerzijds, en de grootte en de continuïteit van het voedselaanbod anderzijds.

De totale biomassa per oppervlakte-eenheid wordt grotendeels bepaald door de densiteit.

Aan de hand van een regressievergelijking op basis van de relatie tussen de minimale generatietijd, de gemiddelde maandtemperatuur en het gewicht van adulte wijfjes (Vranken et al. 1986) werden productie-schattingen gedaan voor de 20 Voordeltastations. De productie is met uitzondering van de Westerscheldegeul het grootst in de meest slibrijke en organisch verrijkte stations (Grevelingengeul : 22.2 g dwt/m<sup>2</sup>/jaar; noorden van Voordelta 7.8 tot 14.6 g dwt/m<sup>2</sup>/jaar; deel van Oosterscheldegeul : 7.9 g dwt/m<sup>2</sup>/jaar). De hoogste P/B-ratio's zijn aanwezig in de meest stabiele habitaten (in en rond de Grevelingenmonding : max. = 42), terwijl de meest hydrodynamisch verstoorde gebieden (Wester- en Oosterscheldemonding) de laagste P/B-ratio's (< 6) bezitten.

Gedurende het laatste decennium werd het effect van verstoring (vooral vervuiling) van het milieu, op de structuur van nematodengemeenschappen steeds intensiever bestudeerd. Dit gaf aanleiding tot het gebruik van verschillende gemeenschapsparameters (waaronder de nematode/copepode-ratio, verschillende diversiteitsindices (zowel op soort als op trofisch niveau), en soorten-abundantiedistributies) in pollutie-monitoring van



het benthisch ecosysteem. Deze parameters werden nu bestudeerd in de Voordelta in relatie tot de aanvoer van vervuild water via de Westerschelde en de Nieuwe Waterweg.

In dynamische gebieden zoals de Voordelta is het gebruik van dergelijke parameters niet steeds mogelijk. Zelfs indien uitsluitend stations met een zelfde sedimentsamenstelling onderling worden vergeleken, blijft de interpretatie moeilijk : ten eerste kunnen andere factoren dan de sedimentsamenstelling en pollutie evengoed verantwoordelijk zijn voor veranderingen in deze parameters, terwijl de ruimtelijke heterogeniteit van het milieu de onderlinge vergelijking van stations bemoeilijkt; ten tweede is er in de literatuur nog geen consensus bereikt over de relatie van deze parameters met verschillende vormen van verstoring.

Niettegenstaande de Voordelta een heterogeen en onstabiel gebied is gekenmerkt door meerdere uitgesproken omgevingsgradiënten, blijkt de relatief beperkte sedimentologische gradiënt het meest uitgesproken gecorreleerd te zijn met de structuur van de aanwezige nematodengemeenschappen. Aangezien soortgelijke correlaties worden teruggevonden in de meeste sublittorale studiegebieden, werd de hypothese geformuleerd dat, wanneer de habitatspreferenties van dominante soorten is gekend, voor een gegeven sedimentstype voorspellingen betreffende de verwachte gemeenschap kunnen worden gedaan. Afwijkingen op deze voorspellingen zouden dan wijzen op de dominante impact van andere factoren dan het sediment. Daarom werd de habitatspreferentie van de 50 dominante soorten van de Voordelta bestudeerd in relatie tot de sedimentsamenstelling. Voor de meeste soorten werd inderdaad een min of meer uitgesproken affiniteit voor een bepaald sedimentstype vastgesteld. Op basis van deze affiniteiten werden de stations onderscheiden waar andere factoren dan de sedimentsamenstelling de structuur van de nematodengemeenschappen bepalen. Gebrek aan informatie over het effect van andere factoren dan het sediment (welke al of niet gecorreleerd zijn met de sediment-samenstelling) op de aan- of afwezigheid van soorten, bemoeilijkt echter de interpretatie van deze afwijkingen.



## 15. SUMMARY

This study forms part of a global research project, which aims to evaluate the effect of the delta works on the ecosystem of the Dutch Delta. The Dutch Delta is the sublittoral region along the coast of the south of the Netherlands, from the Belgium border in the south to the Hoek van Holland in the north. Off shore, the area is arbitrary limited by the 10m depth line. From north to south, the Nieuwe Waterweg, the Haringvliet, lake Grevelingen, the Eastern Scheldt and the Western Scheldt debouch into this part of the Southern Bight of the North Sea. As a result of the tidal currents and the thereon coupled transport of the sediments, a heterogenous pattern of banks and channels has evolved. The hydrodynamic regime and the bottom morphology have changed drastically since the start of the delta works in the beginning of the sixties. Correlated to the changes of the abiotic environment, alterations of the biotic characteristics are expected. To investigate this, in the first place an inventarisation of the region is required. The present study deals with an important component of the marine benthic ecosystem : the free-living nematodes.

Twenty sampling stations were selected, of which 8 are located in the channels, while the others are situated on the banks. Data of the abiotic environment were available for these locations. In total, the stations were sampled three times (Autumn '84, Spring '85 and Autumn '85), with the help of a Van Veen grip or a boxcorer.

Apart from the inventarisation, it is tried to gain insight in the relationship between the structure of the nematode communities and the present abiotic environmental gradients. The Dutch Delta Region is characterized by large physical and chemical gradients which might be important for the determination of the structure of the nematode communities. The studied factors can be grouped as follows :

- Hydrodynamics : The highest current velocities (up to 120 cm/s) and fluctuations are measured in the channel of the Western Scheldt. In the mouth of the Eastern Scheldt, near the storm surge barrier, high velocities (up to 91 cm/s) exist as well. On the banks, the current velocities are always low (<67 cm/s).

- Sediment composition : the sediment mostly consists of well sorted fine sand (0.14 - 0.37 mm), with only low percentages of gravel and silt.



The finest sediments are found in the north, at the level of and above the lake Grevelingen. The highest silt fractions (5 to 20 %) are present in the channels, while on the banks the level of this fraction never surmounts 5 % . In the Western Scheldt stations, temporal silt accumulations occur. Due to the fluctuations of the currents, these silt fractions may vary between 1 and 60 %.

- Water quality : the highest chlorophyll-a values are found on the shallow banks. Low values are also associated with some of the deeper stations, mainly those situated at the level of the seawards offshoots of the channel of the Eastern Scheldt. The freshwater input in the Delta region only influences the salinity to a low degree. Only at the level of the sluices of the Haringvliet, the percentage of freshwater may be higher than 20 % .

The density, diversity, species composition, trophic structure, biomass and production of the nematode communities has been studied.

Density always appears to be correlated with the sediment composition. Highest densities are found in the silty and fine sandy stations. In the mouth of the lake Grevelingen, the density is exceptionally high (almost  $12000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ), this in comparison with the other silty and fine sandy regions (as found in the north of the Dutch Delta and in a part of the channel of the Eastern Scheldt;  $2000$  to  $6000 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ). Most likely, it is the natural organic enrichment of the lake Grevelingen which causes this spectacular increase. Shallowest stations are characterized by relatively low densities ( $80$  to  $300 \text{ N}/10 \text{ cm}^2$ ). Deeper stations (with high velocities and fluctuations of the currents; e.g. in the mouth of the Western and Eastern Scheldt, near the storm surge barrier) show lower densities than expected on base of the sediment composition.

To determine the species diversity of the nematode communities, the diversity series of Hill is used. The correlation of the diversity with the sediment composition is less pronounced than in case of the density. Only in Autumn '84 a negative correlation with the silt fraction is found. The diversity is significantly lower in the mouth of the Western Scheldt, the channel of the Eastern Scheldt and some adjacent banks ( $N1 = 5$  to  $17$ ; averaged). These locations are characterized by the least stable sediments, the highest percentage of suspended matter and the



highest fluctuations of the current velocities. In the other, relatively undisturbed stations, the diversity is higher ( $N1 = 11$  to  $36$ ; averaged). The hydrodynamical disturbance effects more the dominance than the (decreasing) number of species. At the level of the sluices of the Haringvliet, the diversity is lower, probably due to the higher input of freshwater.

Concerning the species composition, the Dutch Delta can be considered as stable in time, except for the Western Scheldt, where fluctuations are related to temporally silt accumulations.

Similarities between stations are determined using classification (i.e. Twinspan and Bray Curtis index) and ordination (i.e. DCA) techniques. The largest differences are found between the communities of the banks poor in silt, and those of the silty channels, the latter being distinct by the dominance of *Sabatieria* spp.. Three types of communities, typically for silty sand sediments can be distinguished :

(1) *Sabatieria* spp.- *Daptonema* spp. community. This is associated with relatively stable, silty and fine sandy sediments, at the level of the Nieuwe Waterweg, the lake Grevelingen and in the channel of the Eastern Scheldt.

(2) Communities with higher abundances for the larger, mostly conservative species (*Sabatieria punctata*, *Metoncholaimus scanicus*, other Oncholaimidae, Thoracostomopsidae en larger predators). Such communities are typically for chlorophyll-a poor regions of the channel of the Eastern Scheldt.

(3) *Daptonema tenuispiculum* - *Sabatieria punctata* - *Ascolaimus elongatus* - community. This community, containing eurytope and tolerant species, is small in species number and typically for the unstable silty layer of the Western Scheldt.

For the silt poor, sandy stations, three types of communities may be discerned as well. Two of them are typical for well sorted fine sands, in which mainly Xyalidae, Tripyloididae and Desmodoridae are abundant. The third one is found in dynamically disturbed habitats, characterized by poorly sorted medium sands, in which the chromadorids are the dominant and the desmodorids are the subdominant group.

The two fine sandy station groups can be discerned from each other on the base of the higher input of freshwater at the level of the sluices of te Haringvliet. As a result, mainly euryhaline species, such as



*Hypodontolaimus setosus*, *Theristus pertenuis* en *Viscosia viscosa* may survive at the latter location.

Apart from the sediment composition, mainly the salinity, the chlorophyll-a content and the hydrodynamics determine the species composition of the nematode communities in the Dutch Delta.

On the basis of the buccal morphology and a limited number of analyses of gut contents, Wieser (1953) described four feeding types within the free-living nematodes. The dominance of the non-selective deposit feeders is linked to the silty sediments of the channel of the Western Scheldt, the North of the Dutch Delta Region, the mouth of the lake Grevelingen and, locally, in the channel of the Eastern Scheldt. The remaining part of the Dutch delta (= shallow banks, and the rest of the channel of the Eastern Scheldt, both poor in silt) are characterized by higher abundances of the epistratum feeders, as well as the predator/omnivores.

The morphological division by Wieser has recently been revised by Jensen (1987a), who distinguishes among others the Oncholaimidae (i.e. the former predator/omnivores) as a separate group besides the deposit feeders, epistratum feeders and predators. This author considers this group as scavengers, as the juveniles should feed on soluted organic matter, while the adults are facultative predators. Jensen's thesis, that the predator/omnivores of Wieser, can not be considered as a coherent group, is not falsified by our results. The predators, as determined by Jensen, are characterized by a more pronounced habitat preference. Further, the relative abundance of the oncholaimids appears to be significantly higher during Autumn, when more decaying organisms are supposed to lie on the bottom, than in Spring. The highest abundances of the oncholaimids are found in the stations with a low organic-C content and a low macrofauna density.

The mean individual biomass per station is positively correlated with the median grain size of the sediment. Further, all stations with individual biomasses above 0.5 µg dry weight (max = 2.460 µg) are situated in the channels of the Eastern and Western Scheldt, which both are characterized by an unstable sediment composition and a low chlorophyll-a content. The smaller individual biomasses are mostly linked



to stable environments. In this context, the hypothesis on the relationship between body size, reproduction and feeding strategy on the one hand, and the size and continuity of the food supply on the other hand, is formulated.

The total biomass per unit of area is mainly determined by the density.

The production in the 20 stations has been estimated by applying the theoretical procedure supported by the regression analysis between minimal generation time, temperature averaged over a month, and the weight of adult females (Vranken et al., 1986). The production is the highest in the silty, organically enriched stations, except for the channel of the Western Scheldt (channel of the lake Grevelingen : 22.2 g dwt/m<sup>2</sup>/y; north of the Dutch Delta : 7.8 to 14.6 g dwt/m<sup>2</sup>/y; part of the channel of the Eastern Scheldt : 7.9 g dwt/m<sup>2</sup>/y). The highest P/B-ratios are found in the most stable habitats (i.e. in and near the mouth of the lake Grevelingen; max = 42), while the hydrodynamically disturbed regions show the lowest P/B-ratios (< 6).

During the last decade, the effect of pollution on the structure of the nematode communities has intensively been studied. This gave rise to the use of several community describing parameters in pollution monitoring of the benthic ecosystem. Often used parameters are : nematode/copepod ratio, several diversity indices (on species as well as trophic level), and species abundance distributions. All these parameters are studied for the Dutch Delta in relation to the input of polluted water via the Western Scheldt and the Nieuwe Waterweg.

In dynamic regions, such as the Dutch Delta, the use of these parameters is not always obvious. Even when only stations with a comparable sediment composition are mutually compared, the interpretation of the results will remain difficult. On the first place, other factors than pollution or sediment composition may cause alterations of the parameter values, while the spatial heterogeneity of the environment may hamper the mutual comparison of the stations. Secondly, up till now, no consensus is reached about the relation between the nature of all these parameters and the different types of disturbance.



Notwithstanding the heterogeneity of the Dutch Delta, resulting from the several strong environmental gradients, it is the (rather limited) sedimentological spatial variability which shows the highest correlation with the structure of the nematode communities. As similar correlations are found for most sublittoral study areas, it is postulated that the expected communities for a given sediment composition can be predicted, knowing the habitat preference of the dominant species. If the actual species composition diverges from the premisses one, it can be assumed that other factors than the sediment composition are in play, and thus are responsible for the observed differences. Therefore, the habitat preference of the 50 most dominant species is studied in relation to the sediment composition. For most of the species, a more or less pronounced affinity for one or another type of sediment could be established. In that way, the stations for which it is assumed that besides the sediment composition other factors also affect the community structure, could be set apart. Lack of information about the effect of these factors on the absence or presence of species, however, hampers the interpretation of the mentioned changes.



## REFERENTIES

- Abrams, B.I. & M.J. Mitchell, 1980. Role of nematode-bacterial interactions in heterotrophic systems with emphasis on sewage sludge decomposition. *Oikos*, 35, 404-470.
- Alongi, D.M., 1986. Population structure and trophic composition of the free living nematodes inhabiting carbonate sands of Davies reef, Great Barrier reef, Australia. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 37, 609-619.
- Alongi, D.M. & J.H. Tietjen, 1980. Population growth and trophic interactions among free-living marine nematodes. In: *Marine benthic dynamics*. Tenore, K.R. & B.C. Coull, University of South Carolina Press, 151-165.
- Amjad, S. & J.S. Gray, 1983. Use of the nematode-copepod ratio as an index of organic pollution. *Mar. Pollut. Bull.*, 14, 178-181.
- Anderson, R.V., W.D. Gould, L.E. Woods, C. Cambardelle, Ingham, R.E., & D.C. Coleman, 1983. Organic and inorganic nitrogen losses by microbivorous nematodes in soil. *Oikos*, 40, 75-80.
- Andrassy, I., 1956. The determination of volume and weight of nematodes. *Acta Zool. (Hungarian Academy of Science)*, 2, 1-15.
- Baroni Urbani, C., 1980. A statistical table for the degree of coexistence between two species. *Oecologia (Berl.)*, 44, 287-289.
- Bastian, H.C., 1865. Monograph on the Anguillulidae, or free nematodes, marine, land and freshwater; with descriptions of 100 new species. *Trans. Linn. Soc. London*, 25, 73-184.
- Bastin, A., 1974. Regionale sedimentologie en morfologie van de Zuidelijke Noordzee en het Schelde-estuarium. Ph D. Thesis K.U. Leuven. 91pp.
- Bell, S. & B.C. Coull, 1978. Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia (Berl.)*, 35, 141-148.
- Bilio, M., 1966. Die aquatischen Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. II. Ökologischen Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematoda, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertini, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Inter. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, 51, 174-195.



- Bilyard, G.R., 1987. The value of benthic infauna in marine pollution monitoring studies. *Mar. Pollut. Bull.*, 18, 581-585.
- Blome, D., 1983. Ökologie der Nematoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna Meeresboden*, 88, 1-76.
- Blondel, J. & F. Bourlière, 1979. La niche écologique, mythe ou réalité ? *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 33, 345-374.
- Boaden, P.J.S., 1968. Water movement - A dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, 34, 125-136.
- Boaden, P.J.S., 1977. Thiobiothric facts and fancies (aspects of the distribution and evolution of anaerobic meiofauna). *Mikrofauna Meeresboden*, 51, 45-63.
- Boaden, P.J.S. & H.M. Platt, 1971. Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalassia jugosl.*, 7, 1-12.
- Boucher, G., 1972. Premières données écologiques sur les nématodes libres marins d'une station vase côtière de Banyuls. *Vie Milieu*, 13, 69-100.
- Boucher, G., 1980a. Impact of the Amoco Cadiz oil spill on intertidal and sublittoral meiofauna. *Mar. Pollut. Bull.*, 11, 95-100.
- Boucher, G., 1980b. Facteurs d'équilibre d'un peuplement de nématodes des sables sublittoraux. *Mem. Mus. natn. Hist. nat., Ser. A Zool.*, 114, 1-81.
- Boucher, G., 1981. Effets a long terme des hydrocarbures de l'Amoco Cadiz sur la structure des communautés de nématodes libres des sables fins sublittoraux. In: *Amoco Cadiz - Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures. CNEXO, Paris, Actes Coll.Intern.COB. Brest.*, 539-549.
- Boucher, G., 1985. Long term monitoring of meiofauna densities after the Amoco Cadiz oil spill *Mar. Pollut. Bull.*, 16, 328-333.
- Bouwman, L.A., 1983. A survey of nematodes from the Ems estuary. Part 2 : Species assemblages and associations. *Zool. Jb. (Syst.)*, 110, 345-376.
- Bouwman, L.A., K. Romeyn, & W. Admiraal, 1983. On the ecology of meiofauna in an organically polluted estuarine mudflat. In: *Systematics, ecology and feeding biology of estuarine nematodes. Bouwman, L.A., Diss., Wageningen, Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium, Publicaties en Verslagen, N 3*, 6, 128-155.



- Braeckman, A., C. Heip, H. Dedeurwaerder, & G. Decadt, 1983. Heavy metals (Cu, Zn, Pb, Cd and Hg) in sediments of the Southern Bight of the North Sea. In: Ecological and ecotoxicological studies of benthos of the Southern Bight of the North Sea. Progress report. 48-55.
- Bray, J.R. & J.T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr., 27, 325-349.
- Brenning, U., 1973. The distribution of littoral nematodes in the Wismarburcht. Oikos, Suppl.15, 98-104.
- Bresslau, E. & J.H.Jr Schuurmans-Stekhoven, 1940. Marine freilebende Nematoda aus der Nordsee. Bruxelles, Musee Royal d'Histoire naturelle de Belgique. 74pp.
- Cantelmo, F.R. & K.R. Rao, 1978. Effects of pentachlorophenol on the meiobentic nematodes in an experimental system. In: Pentachlorophenol. K.R. Rao, Plenum Publishing Corporation, New York, 165-174.
- Capstick, C.K., 1959. The distribution of free-living nematodes in relation to salinity in the middle and upper regions of the river Blyth estuary. J. Anim. Ecol., 28, 189-210.
- Caswell, H., 1976. Community structure : a neutral model analysis. Ecol. Monogr., 46, 327-254.
- Chia, F.S. & R.M. Warwick, 1969. Assimilation of labelled glucose from seawater by marine nematodes. Nature, Lond., 224, 720-721.
- Cobb, N.A., 1917. Notes on Nemas. Contr. Sci Nemat., 5, 117-128.
- Cobb, N.A., 1920. One hundred new nemas (type species of 100 new genera). Contr.Sci.Nemat., 9, 217-343.
- Cody, M.L. & J.M. Diamond, 1975. Introduction. In: Ecology and evolution of communities. Cody, M.L. & J.M. Diamond, University Press Cambridge Mass., 1 -41.
- Colwell, R.K. & D.J. Futuyma, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 52, 567-576.
- Connell, J.H., 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities : a model and evidence from field experiments. In: Ecology and evolution of communities. Cody, M.L. & J.M. Diamond, Belknap Press of Harvard University Press, 460-512.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, New York, 199, 1302-1310.



- Connell, J.H., 1979. Tropical rain forests en coral reefs as open non-equilibrium systems. Symp. Brit. Ecol. Soc., 20, 141-163.
- Connell, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131-138.
- Connor, E.F. & D. Simberloff, 1979. The assembly of species communities : chance or competition. *Ecology*, 60, 1132-1140.
- Connor, E.F. & D. Simberloff, 1984. Neutral models of species co-occurrence patterns. In: *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence.* Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele, & A.B. Thistle, Princeton University Press, 316-331.
- Conover, W.J., 1971. *Practical non-parametric statistics.* John Wiley & Sons, New York, 1-462.
- Coull, B.C., 1973. Estuarine meiofauna : a review : trophic relations and microbial interactions. *Estuar. Microb. Ecol.*, 499-511.
- Coull, B.C., 1985. Long term variability of estuarine meiobentos : an 11 year study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24, 205-218.
- Coull, B.C. & S.S. Bell, 1979. Perspectives in marine meiofaunal ecology. In: *Ecological processes in coastal and marine systems.* Livingston, R.J., Plenum Press, 189-207.
- Coull, B.C., G.R.F. Hicks, & J.B.J. Wells, 1981. Nematode/copepod ratios for monitoring pollution : a rebuttal. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, 378-381.
- Coull, B.C. & M.A. Palmer, 1984. Field experimentation in meiofaunal ecology. *Hydrobiologia*, 118, 1-19.
- Crenshaw, D.G., 1980. How interstitial animals respond to viscous flows. Ph.D. Thesis Duke University, 36, 1-264.
- Creutzberg, F., 1984. A persistent chlorophyll a maximum coinciding with an enriched benthic zone. In: *Proceedings of the 19th E.M.B.S.* Gibbs, B.E., Cambridge University Press, 109-122.
- Creutzberg, F. & H. Postma, 1979. An experimental approach to the distribution of mud in the southern North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 13, 99-116.



- Crisp, D.J. & R. Williams, 1971. Direct measurements of pore size distribution on artificial and natural deposits and prediction of pore space accessible to interstitial organisms. *Mar. Biol.*, 10, 214-226.
- Dale, N.G., 1974. Bacteria in intertidal sediments : factors related to their distribution. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 509-517.
- Dayton , P.K., 1984. Processes structuring some marine communities : are they general ? In: Ecological communities. Conceptual issues and the evidence. Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele, & A.B. Thistle, Princeton University Press, 181-200.
- De Grisse, A., 1965. A labour saving method of fixing and transferring eelworm to anhydrous glycerin. (unpublished manuscript).
- Diamond, J.M., 1978. Niche shifts and rediscovery of interspecific competition. *Amer. Sci.*, 66, 322-331.
- Edgar, G.J., 1983. The ecology of South east Tasmanian phytal and animal communities. III. Patterns and species diversity. Elsevier Science, 181-203.
- Eisma, D., 1981. The mass-balance of suspended matter and associated pollutants in the North Sea. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 1981, 7-14.
- Eisma, D. & J. Kalf, 1987. Distribution, organic content and particle size of suspended matter in the North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 21, 265-285.
- Elgershuizen, H.B., 1981. Some environmental impacts of a storm surge barrier. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, 265-271.
- Elmgren, R., 1973. Methods of sampling sublittoral soft bottom meiofauna. *Oikos, Suppl.* 15, 112-120.
- Elmgren, R., 1976. Baltic benthos communities and the role of meiofauna. Contribution from the Askö Laboratory, University of Stockholm, Sweden (Ed. Jansson, A.M.), 14, 1-32.
- Elmgren, R., 1978. Structure and dynamics of baltic benthos communities with particular reference to the relationship between macro- and meiofauna. *Kieler Meeresforsch.*, 4, 1-22.
- Fatima, M., D. Araujo, P.C. Bernard, & R.E. Van Grieken, 1988. Heavy metal contamination in sediments from the belgium coast and Scheldt estuary. *Mar. Pollut. Bull.*, 19, 269-273.



- Federle, T.W., R.J. Livingston, P.A. Meeter, & D.C. White, 1983. Modification of estuarine sedimentary microbiota by exclusion of epibenthic predators. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 73, 81-94.
- Fenchel, T., 1978. The ecology of micro- and meiobenthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9, 99-121.
- Fenchel, T.M. & R.J. Riedl, 1970. The sulfide system : a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.*, 7, 255-268.
- Ferris, V.R. & J.M. Ferris, 1979. Thread worms (nematoda). In: *Pollution ecology of estuarine invertebrates*. Hart, C.W. & S.L.H. Fuller, Academic Press, London, 1-33.
- Findlay, S.E.G., 1982. Effect of detrital nutritional quality on population dynamics of a marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*). *Mar. Biol.*, 68, 223-227.
- Findlay, S.E.G. & K.R. Tenore, 1982. Effect of a free-living marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) on detrital carbon mineralization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 161-166.
- Fleeger, J.W. & A.W. Decho, 1987. Spatial variability of interstitial meiofauna : a review. *Stygologia*, 3, 35-54.
- Fricke, A.H. & B.W. Flemming, 1983. Selective microhabitat colonization by interstitial meiofauna as a function of grain size. In: *Sandy beaches and ecosystems*. McLachlan, A. & T. Erasmus, Junk, The Hague, 421-431.
- Frontier, S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 253-312.
- Gee, J.M., R.M. Warwick, M. Schaanning, J.A. Berge, Ambrose, & W.G.Jr., 1985. Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 91, 247-262.
- Gerlach, S.A., 1953. Die biozönotische Gliederung der Nematodenfauna am den deutschen Küsten. *Z. morph. Ökol. Tiere*, 41, 411-512.
- Gerlach, S.A., 1954. Das Supralitoral der sandigen Meeresküsten als Lebensraum einer Mikrofauna. *Kieler Meeresforsch.*, 10, 121-129.
- Gerlach, S.A., 1958. Die Nematodenfauna der sublittoralen Region in der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, 14, 64-90.



- Gerlach, S.A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia (Berl.)*, 6, 176-190.
- Gerlach, S.A., 1977. Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda Beach. *Ophelia*, 16, 151-165.
- Gerlach, S.A., 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)*, 33, 55-69.
- Gerlach, S.A., 1980. Development of marine nematode taxonomy up to 79. *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 18, 249-255.
- Gerlach, S.A., A.E. Maher, & M. Schrage, 1985. Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26, 161-173.
- Giere, O., 1979. The impact of oil pollution on intertidal meiofauna. Field studies after the La Coruña - spill, may 1976. *Cah. Biol. mar.*, 20, 231-251.
- Gilpin, M.E. & J.M. Diamond, 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrence on islands. *Oecologia (Berl.)*, 52, 75-84.
- Gilpin, M.E. & J.M. Diamond, 1984. Null hypotheses useful in community ecology. In: *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence*. Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele, & A.B. Thistle, Princeton University Press, 297-315.
- Govaere, J.C.R., D. Van Damme, C. Heip, & L.A.P. De Coninck, 1980. Benthic communities in the Southern Bight of the North Sea, and their use in ecological monitoring. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 33, 507-521.
- Gray, J., 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanogr. mar. biol. Ann. Rev.*, 12, 223-261.
- Gray, J.S., 1976. The fauna of the polluted river Tees. *Est. Coast. mar. Sci.*, 4, 653-676.
- Gray, J.S., 1981. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, 173-176.
- Gray, J.S., D. Boesch, C. Heip, A.M. Jones, J. Lassig, R. Vanderhorst, & D. Wolfe, 1980. The role of ecology in marine pollution monitoring. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 179, 237-252.



- Gray, J.S. & F.B. Mirza, 1979. A possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 10, 142-146.
- Greig-Smith, P., 1964. Quantitative plant ecology (2nd Edition) Butterworths, Washington D.C., 256pp-.
- Hall, D.J., S.T. Threlkeld, C.W. Burms, & P.H. Crowley, 1976. The size efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7, 177-208.
- Harvey, P.H., R.K. Colwell, J.W. Silvertown, & R.M. May, 1983. Null models in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 14, 189-211.
- Heip, C., 1974. A new index measuring evenness. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54, 559-563.
- Heip, C., 1980. Meiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 197, 182-187.
- Heip, C. & W. Decraemer, 1974. The diversity of nematode communities in the Southern North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54, 251-255.
- Heip, C., P. Herman, & K. Soetaert, 1988a. Data processing, evaluation and analysis. In: Introduction to the study of meiofauna. Higgings, R.P. & H. Thiel, The Smithsonian Institution Press, Washington D.C. London, 197-231.
- Heip, C., R. Herman, G. Bisschop, J. Govaere, M. Holvoet, Van, D. Damme, C. Vanosmael, K. Willems, & L.A.P. De Coninck, 1979. Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries. Progress report, ICES, CM, L/9, 133-163.
- Heip, C., R. Herman, & M. Vincx, 1983. Subtidal meiofauna of the North Sea. *Biol. Jb. Dodonaea*, 51, 116-170.
- Heip, C., R. Herman, & M. Vincx, 1984. Variability and productivity of meiobenthos in the Southern Bight of the North Sea. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 183, 51-56.
- Heip, C., R. Huys, M. Vincx, A. Vanreusel, N. Smol, R. Herman, & P.M.J. Herman, in druk. Meiofauna: distribution, composition, biomass and production. *Neth. J. Sea Res.*
- Heip, C., M. Vincx, N. Smol, & G. Vranken, 1982. The systematics and ecology of free-living marine nematodes. *Helminth. Abstr. Ser. B., Plant Nematology*, 51, 1-30.



- Heip, C., M. Vincx, & G. Vranken, 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 399-489.
- Heip, C., M. Warwick, M.R. Carr, P.M.J. Herman, R. Huys, N. Smol, & K. Van Holsbeke, 1988b. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of the Frierfjord/Langesundfjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 46, 171-180.
- Heip, C., K.A. Willems, & A. Goossens, 1977. Vertical distribution of meiofauna and the efficiency of the Van Veen grab on sandy bottoms in lake Grevelingen (the Netherlands). *Hydrobiol. Bull.*, 11, 35-45.
- Herman, R., M. Vincx, & C. Heip, 1985. Meiofauna of the Belgium coastal waters : spatial and temporal variability and productivity In: Concerted actions oceanography, final report. Volume 3. Biological processes and translocations. Heip, C. & P.H. Polk, Ministry of Scientific Policy, Brussels, Belgium, 65-85.
- Hetherington, J.A. & B.R. Harvey, 1978. Uptake of radioactivity by marine sediments and implication for monitoring metal pollutants. *Mar. Pollut. Bull.*, 9, 102-106.
- Higgings, R.P. & H. Thiel, 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., London, 1-488.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427-432.
- Hill, M.O., 1979a. Twinspan - a fortran program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, N.Y. Cornell Univ. Ecology & Systematics, 1-48.
- Hill, M.O., 1979b. Decorana - A fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ithaca, N.Y., Cornell Univ., Ecology & Systematics, 1-30.
- Hill, N.O. & H.G. Gauch, 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42, 47-58.
- Hodda, A., 1986. Clusteranalysis of marine nematodes. *Nematologica*, 32, 419 -438.
- Hodda, A. & W.L. Nicholas, 1986. Nematode diversity and industrial pollution in the Hunter river estuary, NSW, Australia. *Mar. Pollut. Bull.*, 17, 251-255.



- Hofsten, A. van, D. Kahan, R. Katznelson, & T. Bar-El, 1983. Digestion of free-living nematodes fed to fish. *J. Fish. Biol.*, 23, 419-428.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1-24.
- Holme, M.A. & A.D. McIntyre, 1984. Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publ., 1-385.
- Hopper, B.E. & S.P. Meyers, 1966a. Observations on the bionomics of the marine nematode *Metoncholaimus* sp. *Nature*, 209, 899-900.
- Hopper, B.E. & S.P. Meyers, 1966b. Aspects of the life cycle of the nematodes. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 13, 444-449.
- Hopper, B.E. & S.P. Meyers, 1967. Population studies on benthic nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar. Biol.*, 1, 85-96.
- Howell, R., 1984. Acute toxicity of heavy metals to two species of marine nematodes. *Mar. environ. Res.*, 11, 153-161.
- Hughes, R.G., 1984. A hypothesis concerning the influence of competition and stress on the structure of marine benthic communities. In: *Proceedings 19th E.M.B.S. Gibbs, P.E., Cambridge University Press*, 391-400.
- Hulings, N.C. (Ed ), 1971. *Proceedings of the first international conference on meiofauna. Smiths. Contr. Zool.*, 76, 1-205.
- Hulings, N.C. & J.S. Gray (Eds), 1971. A manual for the study of meiofauna. *Smiths. Contr. Zool.*, 78, 1-83.
- Hulings, N.C. & J.S. Gray, 1976. Physical factors controlling abundance of meiofauna on tidal and atidal beaches. *Mar. Biol.*, 34, 77-83.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer.Nat.*, 113, 81-101.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. *Amer. Nat.*, 93, 145-159.
- Huys, R., A. Vanreusel, & C. Heip, 1986. Het meiobenthos van de Voordelta. Eindverslag (Samenvatting). Onderzoek in het kader van BOVO (RW Middelburg), 1-83.
- Huys, R., M. Vincx, R. Herman, & C. Heip, 1984. Het meiobenthos van de dumpingzone van Titaandioxide-afval in de nederlandse kustwateren. Rapport Rijkswaterstaat, 102pp.



- Ingham, R.E., J.A. Trofymow, E.R. Ingham, & D.C. Coleman, 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol. Monogr.*, 55(1), 119-140.
- Jaccard, P., 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, 44, 223-270.
- Jennings, J.B. & A. Deutsch, 1975. Occurrence and possible adaptive significance of glucoronidase and arylamidase ("Leucine aminopeptidase") activity in two species of marine nematodes. *Biochem. Physiol.*, 52A, 611-614.
- Jensen, P., 1976. Free-living marine nematodes from a sublittoral station in the North Sea off the Belgian coast. *Biol. Jb. Dodonaea*, 44, 231-255.
- Jensen, P., 1979. Lavbundens mikroskopiske dyreliv. In: Norrevang A., Lundo (eds): Danmarks Natur poltikens Havet Forlag, Kobenhavn, 157-166.
- Jensen, P., 1981. Species distribution and microhabitat theory for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in European waters. *Cah. Biol. Mar.*, 22, 231-244.
- Jensen, P., 1982. Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Nematologica*, 28, 71-76.
- Jensen, P., 1983. Meiofaunal abundance and vertical zonation in a sublittoral soft bottom, with a test of the Haps corer. *Mar. Biol.*, 74, 319-326.
- Jensen, P., 1984. Ecology of benthic and epiphytic nematodes in brackish waters. *Hydrobiologia*, 108, 201-217.
- Jensen, P., 1986. Nematode fauna in the sulphide rich brine seep and adjacent bottoms of the East flower garden N.W.Gulf of Mexico. IV Ecological aspects. *Mar. Biol.*, 92, 489-503.
- Jensen, P., 1987a. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35, 187-196.
- Jensen, P., 1987b. Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes. *Oecologia (Berl.)*, 71, 564-567.
- Joint, I.R., J.M. Gee, & R.M. Warwick, 1982. Determination of fine-scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Mar. Biol.*, 72, 157-164.



- Jongman, R.H.G., C.J.F. ter Braak, & O.F.R. Van Tongeren, 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc Wageningen, 1-299.
- Juario, J.V., 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 15, 283-337.
- King, C.E., 1962. Some aspects of the ecology of psammolittoral nematodes in the North eastern Gulf of Mexico. Ecology, 43, 515-523.
- Kito, K., 1982. Phytal marine nematode assemblages on Sargassum confusum Agardh, with reference to the structure and seasonal fluctuations. J. fac. Sci. Hokkaido Univ., VI Zool., 23, 143-161.
- Klecka, W.R., 1980. Discriminant analysis Sullivan, J.L., Sage University Paper, 1-71.
- Lamshead, P.J.D., 1984. The nematode/copepod ratio. Some anomalous results from the Firth of Clyde. Mar. Pollut. Bull., 15, 256-259.
- Lamshead, P.J.D., 1986. Sub-catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode faunal analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser., 29, 247-260.
- Lamshead, P.J.D. & H.M. Platt, 1988. Analysing disturbance with the Ewens/Caswell neutral model : theoretical review and practical assessment. Mar. Ecol. Prog. Ser., 43, 31-41.
- Lamshead, P.J.D., H.M. Platt, & K.M. Shaw, 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on a assessment of dominance and diversity. J. nat. Hist., 17, 859-574.
- Lance, G.N. & W.T. Williams, 1967. A general theory of classificatory storing strategies. I. Hierarchical systems. Camp.F., 9, 373-380.
- Langerak, K., M.A.M. de Ras, & J.J. Leendertse, 1987. Adjustment and verification of the Randdelta II model. In: Proceedings of the 16th coastal engineering conference. Volume 2. American Society of Civil Engineers, New York, 1049-1070.
- Lee, D.L. & H.J. Atkinson, 1976. Physiology of nematodes. The Macmillan Press Ltd., 1-215.
- Legendre, L. & P. Legendre, 1979. Ecologie numérique Tome & Masson, 1-247.



- Levins, R., 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, 1-120.
- Levy, R.V. & B.C. Coull, 1977. Feeding groups and size analysis of marine meiobenthic nematodes from South Carolina, USA. *Vie Milieu*, XXVII, fasc.1, B, 1-12.
- Lopez, G., F. Riemann, & M. Schrage, 1979. Feeding biology of the brackish water Oncholaimid nematode Adoncholaimus thalassophygus. *Mar. Biol.*, 54, 311-318.
- Lorenzen, S., 1974. Die Nematodenfauna der sublitoralen Region der Deutschen Bucht, ins besondere im Titan-abwassergebiet bei Helgoland. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 14, 305-327.
- Lorenzen, S., 1981. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, suppl. 7, 1-449.
- Lorenzen, S., M. Prein, & C. Valentin, 1987. Mass aggregations of the free-living marine nematode Pontonema vulgare (Oncholaimidae) in organically polluted fjords. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37.
- Man, J.G. de, 1876. Onderzoekingen over vrij in de aarde levende nematoden. *Tijdschr. ned. dier. Vereen.*, 3, 88-118.
- Mare, M.F., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 25, 517-554.
- Margalef, R., 1969. Diversity and stability : a practical proposal and a model of interdependence. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 25-37.
- Maurer, B.A., 1987. Scaling of biological community structure : A systems approach to community complexity. *J. theor. Biol.*, 127, 97-110.
- May, R.M., 1973. Stability in randomly fluctuating versus deterministic environments. *Amer. Nat.*, 107, 621-650.
- May, R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and evolution of communities*. Cody, M.L. & J.M. Diamond, The Belknap Press of Harvard University Press, 81-120.
- McArthur, R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40, 510-533.
- McCave, 1973. Mud in the North Sea. In: *Goldberg, E.D. (Ed.), MIT Press Cambridge Mass.*, 75-100.



- McGuinness, K.A., 1987. Disturbance and organisms on boulders. II Causes of patterns in diversity and abundance. *Oecologia (Berl.)*, 71, 420-430.
- McIntyre, A.D., 1961. Quantitative differences in the fauna of boreal mud associations. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41, 599-616.
- McIntyre, A.D., 1964. Meiobenthos of sublittoral mud. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 44, 665-674.
- McIntyre, A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biol.Rev.*, 44, 245-290.
- McIntyre, A.D., 1971. Controle factors on meiofauna populations. *Thalassia jugosl.*, 7, 209-215.
- McIntyre, A.D., 1988. North Sea conferences and commissions. *Mar. Pollut. Bull.*, 19, 159-161.
- McIntyre, A.D. & R. Johnston, 1979. Effects of nutrient enrichment from sewage in the sea. *Internat. Symp. on discharge of Sea outfalls*, London, 14, 1-10.
- McIntyre, A.D. & D.J. Murison, 1973. The meiofauna of a flat fish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53, 93-118.
- McLachlan, A. & B. Harty, 1982. Effects of crude oil on the supralittoral meiofaunal of a sandy beach. *Mar. environ. Res.*, 7, 71-79.
- McNeil, S. & J.H. Lawton, 1970. Annual production and respiration in animal populations. *Nature*, 225, 472-474.
- Meyers, M.B., H. Fossing, & E.N. Powell, 1987. Micro-distribution of interstitial meiofauna, oxigen and sulfide gradients, and the tubes of macro-infauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35, 223-241.
- Meyers, M.B., E.N. Powell, & H. Fossing, 1988. Movements of oxibiotic and thiobiotic meiofauna in response to changes in pore-water oxigen and sulfide gradients around macro- infaunal tubes. *Mar. Biol.*, 98, 395-414.
- Meyers, S.P., B.E. Hopper, & R. Cefalu, 1970. Ecological investigations of the marine nematode Metoncholaimus scissus *Mar. Biol.*, 6, 43-47.
- Mills, E.L., 1971. Views of the community concept, with comments on continua and the role of instability in some marine benthic communities. *Vie & Milieu*, 22, 145-153.



- Montagna, P.A., B.C. Coull, T.L. Herring, & B.W. Dudley, 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria). *Estuar. cstl Shelf Sci.*, 17, 381-394.
- Montagna, P.A. & R.B. Spies, 1985. Meiofauna and chlorophyll associated with *Beggiota* mats of a natural submarine petroleum seep. *Mar. environ. Res.*, 16, 231-242.
- Moore, C.G., 1987. Meiofauna of the industrialised estuary and Firth of Forth, Scotland *Proc. R. Soc. Edinb.*, 93B, 415-430.
- Moore, C.G., D.J. Murison, S. Mohd Long, & D.J.L. Mills, 1987. The impact of oily discharges on the meiobenthos of the North Sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 316, 525-544.
- Moore, P.G., 1971. The nematode fauna associated with holdfasts of Kelp (*Laminaria hyperborea*) in North-East Britain. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, 589-604.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg, 1974. Aims and methodes of vegetation ecology. Wiley, New York.
- Nichols, J.A., 1980. Spatial pattern of a free-living marine nematode community off the coast of Peru. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 65, 249-257.
- Nihoul, J.C.J. & J.H. Hecq, 1984. Influence of the residual circulation on the physico-chemical characteristics of water masses and the dynamics of ecosystems in the Belgian coastal zone. *Cont. Shelf Research*, 3, 167-174.
- Nolting, R.F., 1986. Copper, zinc, cadmium, nickel, iron and manganese in the Southern Bight of the North Sea. *Mar. Pollut. Bull.*, 17, 113-117.
- Nuß , B., 1984. Ultrastrukturelle und ökophysiologische Untersuchungen an kristalloiden Einschlüssen der Muskeln eines sulfid toleranten limnischen Nematoden (*Tobrilus gracilis*). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 20, 3-15.
- Nuß , B. & V. Trimkowski, 1984. Physikalische Mikroanalysen an kristalloiden Einschlüssen bei *Tobrilus gracilis* Nematoda Enoplida. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 20, 17-27.
- O'Sullivan, A.J., 1971. Ecological effects of sewage discharge in the marine environment. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, 177, 331-351.



- Ott, J.A., 1972. Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sand flat. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 57, 645-663.
- Pearson, T.H. & R. Rosenberg, 1987. Feast and famine : structuring factors in marine benthic communities. In: *Organisation of communities. Past and Present.* Gee, H.R. & P.S. Giller, Blackwell Scientific Publications, 373-395.
- Peet, R.K., 1975. Relative diversity indices. *Ecology*, 56, 496-498.
- Perkins, E.J., 1958. The food relationships of the meiobenthos, with special reference to that found at Whitstable, Kent. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 13, 64-77.
- Pianka, E.R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity; a review of concepts. *Amer. Nat.*, 100, 33-46.
- Pielou, E.C., 1972. Niche width and niche overlap : a method for measuring them. *Ecology*, 53, 687-692.
- Pielou, E.C., 1975. *Ecological diversity.* John Wiley & Sons, New York, 1-165.
- Pielou, E.C., 1977. *Mathematical ecology.* John Wiley & Sons, New York, 1-384.
- Platt, H.M., 1977. Ecology of free-living marine nematodes from an intertidal sand flat in Strangford Lough, Northern Ireland. *Estuar. cstl mar. Sci.*, 5, 685-693.
- Platt, H.M., 1984. Classify worms and spot pollution. *New Scientist*, 25 october, 28-29.
- Platt, H.M., 1985. The freeliving marine nematode genus *Sabatieria* (Nematode, Comesomatidae). Taxonomic revision and pictorial keys. *Zool. j. Linn. Soc.*, 83, 27-78.
- Platt, H.M. & P.J.D. Lamshead, 1985. Neutral model analysis of patterns of marine benthic species diversity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24, 75-81.
- Platt, H.M., K.M. Shaw, & P.J.D. Lamshead, 1984. Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia*, 118, 59-66.
- Platt, H.M. & R.M. Warwick, 1980. The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem In: *The shore environment, volume 2 : Ecosystems.* Price, J.H., D.E.G. Irvine, & W.F. Farnham, Academic Press, London New York, 729-759.



- Platt, H.M. & R.M. Warwick, 1983. Free-living marine nematodes. Part I British Enoplids. Kermack, D.M. & R.S.K. Barnes, Cambridge University Press, 1-307.
- Platt, H.M. & R.M. Warwick, 1988. Free-living marine nematodes. Part II British Chromadorids. Kermack, D.M. & R.S.K. Barnes, Cambridge University Press, 1-501.
- Popham, J.D. & J.M. Webster, 1979. Cadmium toxicity in the free-living nematode, Caenorhabditis elegans. Env. Res., 20, 183-191.
- Powell, E.M., M.A. Crenshaw, & R.M. Rieger, 1979. Adaptation to sulfide in the meiofauna of the sulfide system. I. 35S-sulfide accumulation and the presence of a sulfide detoxification system. J. exp. Biol. Ecol., 37, 57-76.
- Powell, E.M., M.A. Crenshaw, & R.M. Rieger, 1980. Adaptations to sulfide in sulfide-system meiofauna. Endproducts of sulfide detoxification in three turbellarians and a gastrotrich. Mar. Ecol. Prog. Ser., 2, 169-177.
- Preston, F.W., 1948. The commonness and rarity of species. Ecology, 29, 254-283.
- Preston, W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 39, 185-215.
- Raffaelli, D., 1987. The behaviour of the nematode/copepod ratio in organic pollution studies. Marine Environ. Res., 23, 135-153.
- Raffaelli, D.G. & C.F. Mason, 1981. Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematode to copepods. Mar. Pollut. Bull., 12, 158-163.
- Ravenel, W.S. & D. Thistle, 1981. The effect of sediment characteristics on the distribution of two subtidal Harpacticoid copepod species. J. exp. mar. Biol. Ecol., 50, 289-301.
- Remane, A., 1933. Verteilung und organisation der Benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel), 21, 161-221.
- Remane, A., 1934. Die Brackwasserfauna. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 36, 34-74.
- Riemann, F., 1966. Die interstitielle Fauna in Elbe-Aestuar. Verbreitung und Systematic. Archs Hydrobiol., Suppl. 31, 1-279.



- Riemann, F. & M. Schrage, 1978. The mucus trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia* (Berl.), 34, 75-88.
- Romeyn, K. & L.A. Bouwman, 1983. Food selection and consumption by estuarine nematodes. *Hydrobiol. Bull.*, 17(2), 103-109.
- Romeyn, K., L.A. Bouwman, & W. Admiraal, 1983. Ecology and cultivation of the herbivorous brackish-water nematode *Eudiplogaster pararmatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 12, 145-153.
- Routledge, R.D., 1980. The form of species-abundance distributions. *J. theor. Biol.*, 82, 547-558.
- Rudnick, D.T., R. Elmgren, & J.B. Frithsen, 1985. Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia* (Berlin), 67, 157-168.
- Rutgers van der Loeff, M.M. & M.S.S. Lavaleye, 1986. Sediments, fauna and the dispersal of radionuclides at the N.E. Atlantic dumpsite for low-level radioactive waste. Report of the Dutch DORA-Program, NIOZ rapport., 1-134.
- Saad, M.A.H. & G. Arlt, 1977. Studies on the bottom deposits and the meiofauna of Shatt-al-Arab and the arabian gulf. *Cah. Biol. Mar.*, 18, 71-84.
- Sanders, H.L., 1968. Marine benthic diversity : a comparative study. *Amer. Nat.*, 102, 243-282.
- Schiemer, F., 1983. Comparative aspects of food dependence and energetics of free-living nematodes. *Oikos*, 41, 32-42.
- Schiemer, F., 1985. Bioenergetic differentiation of aquatic invertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22, 3014-3018.
- Schiemer, F., 1987. Nematoda. *Animal energetics*, 1, 185-215.
- Schiemer, F., P. Jensen, & F. Riemann, 1983. Ecology and systematics of free-living nematodes from the Bothnian bay, Northern Baltic Sea. *Am. Zool. Fennici*, 20, 227-291.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- Schwinghamer, P., 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, 38, 1255-1263.



- Schwinghamer, P., 1983. Generating ecological hypothesis from biomass spectra using causal analysis : a benthic example. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13, 151-166.
- Seinhorst, J.W., 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerine. *Nematologica*, 4, 67-69.
- Seip, P.A. & R. Brand, 1987. Inventarisatie van macrobenthos in de Voordelta. Nioz-rapport 1.
- Shannon, C.E. & W. Weaver, 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.
- Sharma, J. & J.M. Webster, 1983. The abundance and distribution of free-living nematodes from two Canadian pacific beaches. *Est. cstl Shelf Sci.*, 16, 217-227.
- Shaw, K.M., P.J.D. Lamshead, & H.M. Platt, 1983. Detection of pollution-induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11, 195-202.
- Sherman, K.M., J.A. Reidenauer, D. Thistle, & D. Meeter, 1983. Role of a natural disturbance in an assemblage of marine free-living nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11, 23-30.
- Shiells, G.M. & K.J. Anderson, 1985. Pollution monitoring using the nematode copepod ratio. A practical application. *Mar. Pollut. Bull.*, 16, 62-68.
- Siegel, S., 1956. Non-parametric statistics for the behavioral science. Tokio, McGraw-Hill & Kogakusha Ltd., 1-312.
- Simpson, E.H., 1949. Measurements of diversity. *Nature*, 163, 688-688.
- Skoolmun, P. & S.A. Gerlach, 1971. Jahreszeitliche Fluktuationen der Nematodenfauna im Geseitenbereich des Weser-Aestuars. *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 13, 119-138.
- Slobodkin, L.B. & H.L. Sanders, 1969. On the contribution of environmental predictability to species diversity *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 82-95.
- Smol, N., C. Heip, & M. Govaert, 1980. The life cycle of *Oncholaimus oxyuris* in its habitat. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 110, 87-103.
- Smol, N., R. Herman, & C. Heip, 1986. Studie van de bodemfauna van een dumpingsgebied van Titaandioxide-afval in nederlandse kustwateren. Rapport Rijkswaterstaat.



- Soetaert, K., 1988. Ecology and Systematics of meiofauna and nematode assemblages in the Western Mediterranean deep sea off Corsica. Ph D. Thesis State University Ghent, 1-306.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1981. Biometry W.H. Freeman & Comp., San Francisco, 1-859.
- Sorensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. Biol.Skr., 5, 1-34.
- Southwood, T.R.E., 1987. The concept and nature of the community In: Organisation of communities : past and present. Gee, J.H.R. & P.S. Giller, Blackwell Scientific Publications, 3-27.
- Spaans, L., 1987. The Dutch monitoring programme on TiO<sub>2</sub> acid waste discharges. Mar. Pollut. Bull., 18, 407-412.
- Sperling, K.R., 1986. Protection of the North Sea: balance and prospects. Mar. Pollut. Bull., 17, 241-246.
- Stephenson, W., 1973. The validity of the community concept in marine biology. Proc. R. soc. Qd, 84, 73-86.
- Stripp, K., 1969. Das Verhaltnis von Makrofauna und Meiofauna in den Sedimenten der Helgolander Bucht. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 12, 143-148.
- Strong, D.R. Jr, 1984. Exorcising the ghost of competition past : Phytophagous insects. In: Ecological communities. Conceptual issues and the evidence. Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele, & A.B. Thistle, Princeton University Press, 28-41.
- Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele, & A.B. Thistle, 1984. Ecological communities. Conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, 1-614.
- Swedmark, B., 1964. The interstitial fauna of marine sand. Biol. Rev., 39, 1-42.
- Tagatz, M.E., J.M. Itey, M.R. Gregory, & J.L. Oglesby, 1981. Effects of pentachlorophenol on field and laboratory-developed estuarine benthic communities. Bull. Environm. Contam. Toxicol., 26, 137-143.
- Teal, J.M. & W. Wieser, 1966. The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh. Limnol. Oceanogr., 11, 217-222.



- Terwindt, J.H.J., 1967. Mud transport by the North Sea. In: North Sea Science. Goldberg, E.D., MIT Press, 101-130.
- Terwindt, J.H.J., 1973. Sand movement in the in-and offshore tidal area of the S.W. part of the Netherlands. Geol. & Mijnbouw, 52, 69-77.
- Thiel, H., 1975. The size structure of the deep-sea benthos. Int. Revue ges. Hydrobiol., 60, 575-606.
- Thiel, H., 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep-sea. The sea, 8, 167-230.
- Thorson, G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Mem. geol. Soc. Amer., 67, 461-534.
- Thun, W. von, 1968. Autökologische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers Ph. D Thesis Kiel University 72pp.
- Tietjen, J.H., 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. Oecologia (Berl.), 2, 251-291.
- Tietjen, J.H., 1976. Distribution and species diversity of deep sea nematodes off North Carolina. Deep Sea Res., 23, 755-768.
- Tietjen, J.H., 1977. Population distribution and structure of the free-living nematodes of Long Island Sound. Mar. Biol., 43, 123-136.
- Tietjen, J.H., 1980a. Population structure and species composition of the free-living nematodes inhabiting sands of the New York Bight apex. Estuar. coast. Mar. Sci., 10, 61-73.
- Tietjen, J.H., 1980b. Microbial-meiofaunal interrelationships : a review. In: Microbiology 1980 VII. Conference of the Americ. Soc. of microbiology on aquatic microbial ecology, 7-10 febr. '79, Clearwater Beach Florida. Am. Soc. Microbiol., Washington D.C. USA, 335-338.
- Tietjen, J.H. & J.J. Lee, 1973. Life History and feeding habits of the marine nematode Chromadora macrolaimoides Steiner. Oecologia (Berl.), 12, 303-314.
- Tietjen, J.H. & J.J. Lee, 1977. Feeding behavior of marine nematodes. In: Ecology of marine benthos. Coull, B.C., University of South Carolina Press, 21-35.
- Ugland, K.I. & J.S. Gray, 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. Oikos, 39, 171-178.



- Van Damme, D., R. Herman, J. Sharma, M. Holvoet, & P. Martens, 1980. Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries. Progress Report II. Fluctuations of the Meiobenthic communities in the Western Scheldt estuary. ICES. C.M./L., 23, 131-170.
- Van den Bergh, J.H., 1984. Morphological changes of the ebb-tidal delta of the Eastern Scheldt during recent decades. *Geol. & Mijnbouw*, 63, 363-375.
- Van Dijke, B. & J. Buys, 1987. Dataverwerking project Voordelta. Notitie GWA0 87.505 Intern verslag DGW Middelburg.
- Van Holsbeke, K., G. De Smet, R. Herman, R. Huys, M. Vincx, & C. Heip, 1986. Het meiobenthos van twee dumpingsgebieden in de Vlakte van de Raan. Rapport Rijkswaterstaat, Nederland, 1-59.
- Vanreusel, A. & M. Vincx, in press. Free living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. III Notes on species of the Monoposthiidae, Filipjev 1934. *Cah. Biol. Mar.*
- Vidakovic, J., 1983. The influence of raw domestic sewage on density and distribution of meiofauna. *Mar. Pollut. Bull.*, 14, 84-88.
- Vincx, M., 1981. New and little known nematodes from the North Sea. *Cah. Biol. Mar.*, 22, 431-451.
- Vincx, M., 1983. Redescription and ontogenetic study of Desmodora schulzi Gerlach, 1950. *Biol. Jb. Dodonaea*, 51, 171-179.
- Vincx, M., 1986a. Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. Ph. D. Thesis State University Ghent (Belgium). 618pp.
- Vincx, M., 1986b. Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. I. Notes on species of the genera Gonionchus Cobb, 1920, Neochromadora Micoletzky, 1924 and Sabatieria Rouville, 1903. *Hydrobiologia*, 140, 255-286.
- Vincx, M. & C. Heip, 1986. Seasonal fluctuations of Sabatieria punctata (Nematoda) in a silty sand station off the Belgian coast. ICES C.M., L:11, 1-15.
- Vincx, M., J. Sharma, & N. Smol, 1982. On the identity of Paracanthochus caecus (Bastian, 1868) with the redefinition of the genus Paracanthochus Micoletzky, 1924. *Zool. Scr.*, 11, 243-263.



- Vincx, M. & A. Vanreusel, in press. Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. II. Notes on species of the Trefusiidae, Lorenzen 1981. *Hydrobiologia*.
- Vincx, M., in press. Seasonal fluctuations and production of nematode communities in the belgian coastal zone of the North Sea. *Bulletin K.B.I.N.*
- Vogel, S., 1983. Live in moving fluids. The physical biology of flow. Princeton University Press, 1-352.
- Vranken, G. & C. Heip, 1986a. The productivity of marine nematodes. *Ophelia*, 26, 429-442.
- Vranken, G. & C. Heip, 1986b. Toxicity of copper, mercury and lead to a marine nematode. *Mar. Pollut. Bull.*, 17, 453-457.
- Vranken, G., P.J.M. Herman, M. Vincx, & C. Heip, 1986. A reevaluation of marine productivity. *Hydrobiologia*, 135, 193-196.
- Vranken, G., L.K. Thielemans, & M. Van Dijcke, 1981. Aspects of the life cycle of Monhystera parelegantula (Nematoda, Monhysteridae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 6, 67-72.
- Vranken, G. & R.Heip C. Vanderhaeghen, 1985. Toxicity of cadmium to free-living marine and brackish water nematodes (Monhystera microphthalma, Monhystera disjuncta, Pellioiditis marina). *Dis. aquat. org.*, 1, 49-58.
- Ward, A.R., 1973. Studies on the sublittoraml free-living nematodes of Liverpool Bay. I. The structure and distribution of the nematode populations. *Mar. Biol.*, 22, 53-66.
- Ward, A.R., 1975. Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. II. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes. *Mar. Biol.*, 30, 217-225.
- Warwick, R.M., 1971. Nematode associations in the Exe estuary. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 51, 439-454.
- Warwick, R.M., 1981a. The nematode/copepod ratio and its use in pollution ecology. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, 329-333.
- Warwick, R.M., 1981b. The influence of temperature and salinity on energy partitioning in the marine nematode Diplolaimelloides brucei. *Oecologia (Berl.)*, 51, 318-325.



- Warwick, R.M., 1984. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia (Berl.)*, 61, 32-41.
- Warwick, R.M., 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 19, 259-268.
- Warwick, R.M. & J.B. Buchanan, 1970. The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50, 129-146.
- Warwick, R.M. & J.B. Buchanan, 1971. The meiofauna of the coast off Northumberland. II. Seasonal stability of the nematode population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, 353-362.
- Warwick, R.M. & J.W. Coles, 1977. The marine flora and fauna of the Isles of Scilly. Free-living nematoda. *J. nat. Hist.*, 11, 393-407.
- Warwick, R.M., M.R. Collins, J.M. Gee, & C.L. George, 1986b. Species size distributions of benthic and pelagic metazoa : evidence for interaction ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34, 63-68.
- Warwick, R.M. & J.D. Gage, 1975. Nearshore zonation of benthic fauna, especially nematode in Loch Etive. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55, 295-311.
- Warwick, R.M. & J.M. Gee, 1984. Community structure of estuarine meiobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18, 97-111.
- Warwick, R.M., J.M. Gee, J.A. Berge, & W.Jr Ambrose, 1986a. Effects of the feeding activity of the polychaete *Streblosoma bairdi* (Malmgren) on meiofaunal abundance and community structure. *Sarsia*, 71, 11-16.
- Warwick, R.M. & P. Price, 1979. Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mud flat. *Est.coast.mar.Sci.*, 9, 257-271.
- Westhoff, V. & E. Van der Maarel, 1973. The Braun Blanquet approach. In: Ordination and classification of communities. Whittaker, R.H., Junk, The Hague, 617-726.
- Whittaker, R.H. Levin S.A. & R.B. Root, 1973. Niche, habitat and ecotope. *Amer. nat.*, 107, 321-338.
- Whittaker, R.H., 1975. Communities and ecosystems. Collier, Macmillan, London.



- Wiens, A., 1984. On understanding a non-equilibrium world : Myth and reality in community patterns and processes. In: Ecological communities. Conceptual issues and the evidence. Strong, D.R. Jr, D. Simberloff, L.G. Abele, & A.B. Thistle, Princeton University Press, 439-457.
- Wiens, J.A., 1977. On competition and variable environments. Am. Scient., 65, 590-597.
- Wieser, W., 1953. Beziehungen zwischen mundhohlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Ark. Zool., 4, 439-484.
- Wieser, W., 1959. The effects of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound. Limnol. Oceanogr., 4, 181-194.
- Wieser, W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. Limnol. Oceanogr., 5, 121-137.
- Wieser, W., 1975. The meiofauna as a tool in the study of habitat heterogeneity : ecophysiological aspects : a review. Cah. Biol. Mar., 16, 647-670.
- Wieser, W. & J.W. Kanwisher, 1960. Growth and metabolism in a marine nematode Enoplus communis Bastian. Z. vergl. Physiol., 43, 29-36.
- Wieser, W. & J.W. Kanwisher, 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. Limnol. Oceanogr., 6, 262-270.
- Willems, K.A., C. Vanosmael, D. Claeys, M. Vincx, & C. Heip, 1982b. Benthos of a sublittoral sand bank in the Southern Bight of the North Sea : general considerations. J. mar. biol. Ass. U.K., 62, 549-557.
- Willems, K.A., Vincx, D. Claeys, C. Vanosmael, & C. Heip, 1982a. Meiobenthos of a sublittoral sand bank in the Southern Bight of the North Sea. J. mar. biol. Ass. U.K., 62, 535-548.
- Wilson, D.S., 1975. The adequacy of body size as a niche difference. Amer. Nat., 109, 769-784.
- Wolff, W.J., 1977. A benthic food budget for the Grevelingen estuary, The Netherlands, and a consideration of the mechanisms causing high benthic secondary production in estuaries. In: Ecology of marine benthos. Coull, B.C., University of South Carolina Press, 267-280.



- Wollast, R., 1976. Transport et accumulation de polluant dans l'estuaire de l'Escaut. In: L'Estuaire de l'Escaut. Programma national de reserche et de developpement environnement, eau, projet mer. Volume 10. Nihoul, J.C.J. & R. Wollast, Bruxelles, 191-219.
- Zaika, W.E. & N.P. Makarova, 1979. Specific production of free-living marine nematodes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1, 153-158.



